

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ARIANE LIMA BETTIM

Caracterização de uma espécie de *Podocoryna* M. Sars, 1846 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae), abundante em substrato artificial na região portuária de Paranaguá, incluindo uma sinopse da Taxonomia da Família.

CURITIBA

2010

ARIANE LIMA BETTIM

Caracterização de uma espécie de *Podocoryna* M. Sars, 1846 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae), abundante em substrato artificial na região portuária de Paranaguá, incluindo uma sinopse da Taxonomia da Família.

Monografia apresentada à disciplina Estágio em Zoologia do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientação: Profª Drª Maria Angélica Haddad.

CURITIBA
2010

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, pelo constante apoio e por sempre estarem dispostos a ajudar, de todas as formas possíveis.

À minha irmã, Franciele, pela fundamental companhia em toda a graduação.

À Dr^a Maria Angélica Haddad pela orientação e amizade e pelas importantes portas que me abriu neste meu início de vida científica.

Aos colegas e ex-colegas do lab de Cnidaria, pela companhia prazerosa e pelos diversos auxílios, em coletas, medições..... Agradeço em especial à Carol, amiga sempre parceira, com a qual aprendi muito.

Agradeço à Deus por tudo!

**“A IMAGINAÇÃO É MAIS IMPORTANTE QUE O CONHECIMENTO.”
ALBERT EINSTEIN**

RESUMO

A família Hydractiniidae agrupa hidrozóários coloniais, geralmente polimórficos, que apresentam ciclo de vida com uma fase polipóide, geralmente epibionte em conchas de gastrópodes, que se alterna com uma fase medusóide, na qual ocorrem variados graus de expressão da medusa. A escassez de caracteres morfológicos e a plasticidade fenotípica das colônias dificultam o estabelecimento de sistemas classificatórios. Análises morfológicas e filogenéticas realizadas na década de 1990 mostraram que a estrutura da hidrorriza e da fase medusóide são características inadequadas para a classificação dos principais gêneros de Hydractiniidae. Uma vez que esses caracteres se originam por eventos pedomórficos repetidos e independentes na evolução da família eles resultam em similaridade morfológica e impossibilitam uma separação confiável em nível genérico. Além disso, a delimitação de gêneros com base nesses caracteres produz grupos polifiléticos e parafiléticos. Na época, a fim de se obter um grupo monofilético, a solução foi sinonimizar três gêneros anteriormente estabelecidos. Assim, dentre *Podocoryna*, *Stylactaria*, e *Hydractinia* apenas o último foi reconhecido como válido até recentemente. O emprego do caráter “grau de calcificação” para explicar os relacionamentos obtidos numa filogenia molecular recente, permitiu refutar a hipótese de monofilia definida para o gênero *Hydractinia* bem como estabelecer gêneros monofiléticos. Na proposta de classificação resultante dessa análise, a presença das espécies tipos dos gêneros originais nos grupos monofiléticos obtidos permitiu a manutenção dos nomes antigos de muitos gêneros. Dois cladogramas sem nomes, foram denominados *Bouillonactinia* e *Schuchertinia*. Os novos gêneros apresentam muitos caracteres em comum, de forma que o esquema de classificação proposto, embora tenha sido bem sucedido com o estabelecimento de grupos naturais para a família Hydractiniidae, mostra pouca resolução para identificações baseadas na morfologia. Entre *Podocoryna*, *Hydractinia*, *Stylactaria*, *Schuchertinia* e *Bouillonactinia*, provavelmente apenas *Podocoryna* possa ser distinguido, devido à formação de medusas completamente desenvolvidas. Os táxons *Hydrissa*, *Janaria*, *Clavactinia* e *Clava*, retiveram a descrição original. Todavia, a taxonomia dos gêneros menos comuns ainda não está completamente resolvida. As relações entre *Clavactinia* e *Fiordlandia*, permanecem incertas e a inclusão de *Clava* em Hydractiniidae é fortemente suportada apenas por análises moleculares. Ainda há gêneros com descrições baseadas apenas na medusa (*Hansiella*, *Tregoubovia*, e *Cnidostoma*) ou nos caracteres de pólipos ou medusas imaturas (*Kinetocodium*). Uma possível nova espécie do gênero *Podocoryna* foi registrada na Baía de Paranaguá, Paraná. A principal característica distintiva da espécie é a colonização em substratos artificiais. As colônias são polimórficas com hidrorriza reticular ou laminar e com espinhos quitinosos lisos, não

agrupados. Medusa liberada com oito tentáculos e com gônadas. Medusa madura com oito tentáculos, lábios orais não divididos, sem pedúnculo gástrico.

INTRODUÇÃO GERAL

Os cnidários estão entre os animais mais basais. São invertebrados de simetria radial primária e eixo corporal oral-aboral. O corpo em forma de tubo, às vezes alongado ou achatado, encerra uma cavidade simples cuja abertura é rodeada por tentáculos. As cnidas representam o caráter diagnóstico do filo, são abundantes nos tentáculos e consistem em cápsulas com substâncias urticantes que têm as funções de captura de presas, defesa, locomoção e fixação. Os nematocistos são o tipo de cnida mais conhecido (Fautin, 2009).

Os organismos são exclusivamente aquáticos, predominantemente marinhos. Ocorrem desde a região entre-marés até as grandes profundidades abissais e em todas as latitudes (Migotto, *et al.*, 1999). São encontrados na coluna d'água e no bentos, em uma variedade de formas. Isto porque, o ciclo de vida de muitas espécies (subfilo Medusozoa) é metagenético, no qual a fase polipóide, geralmente colonial, sésil e assexuada, origina medusas planctônicas que se reproduzem sexuadamente.

Cerca de 11.000 espécies de cnidários já foram descritas (Haddad, 2006). O subfilo Anthozoa compreende a maior classe do filo, a classe Anthozoa, na qual a forma de vida é exclusivamente polipóide. O subfilo Medusozoa abrange cerca de 4.000 espécies (Marques, *et al.*, 2003) e inclui as classes Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa e Staurozoa (Marques & Collins, 2004). Em Hydrozoa a medusa pode variar desde completamente funcional, a formas intermediárias reduzidas a medusóides planctônicos que não se alimentam, até a um estágio vestigial que fica preso ao pólipo (fig. 1).

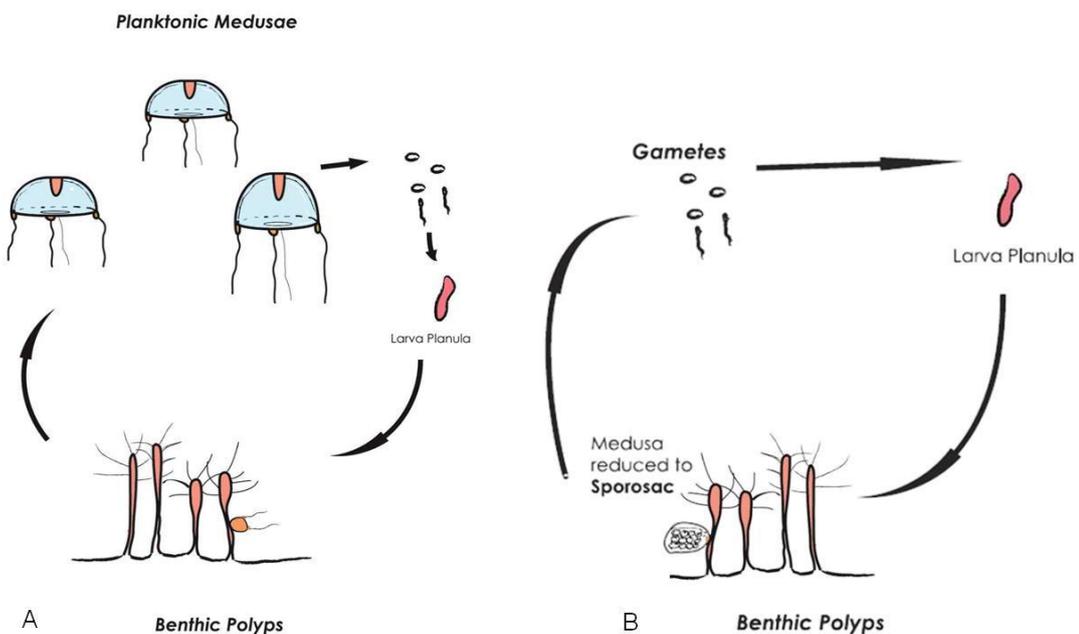


Fig. 1. Ciclos de vida em Hydrozoa: A. Ciclo de vida geral com medusa totalmente funcional; B. Ciclo de vida com medusa reduzida à esporossaco, que permanece presa aos pólipos e libera somente a plânula, após a fecundação (modificado de Miglietta *et al.*, 2009).

Entre os medusozoários, Hydrozoa é o grupo melhor conhecido, sobretudo a subclasse Hydroidolina. Neste clado estão inclusas as ordens Leptothecata, Anthoathecata e Siphonophorae (Daly *et al.*, 2007). As duas primeiras totalizam 3.100 espécies descritas (Schuchert, 2010), nas quais predominam as colônias polipóides, tradicionalmente designadas pelos termos hidróide ou hidrozoário. Os hidróides são revestidos por um exoesqueleto de quitina e são coloniais ou solitários em Anthoathecata e sempre coloniais em Leptothecata. A característica diferencial dos Leptothecata é a teca, contínua ao esqueleto, que abriga os zoóides recolhidos (tecados), que está ausente nos Anthoathecata (atecados). Há grande variação morfológica nas colônias, nos pólipos (fig.2), nas medusas e também nos ciclos de vida.

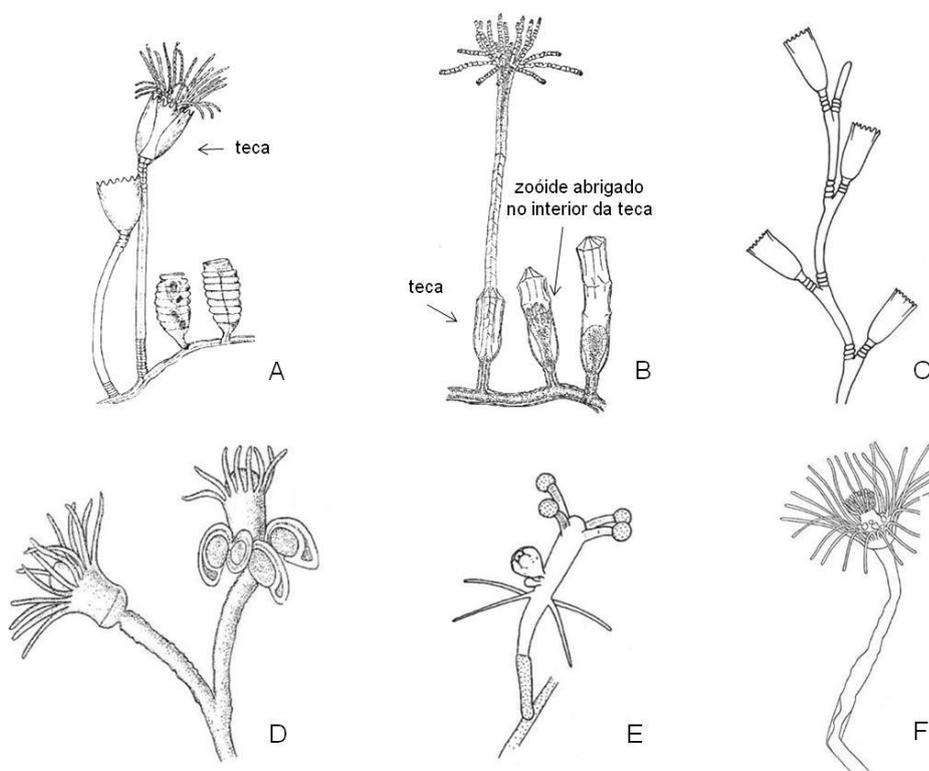


Fig. 2 Diversidade de hidróides. A-C: Leptothecata, coloniais, tecados. D-F: Anthoathecata, atecados, F- solitário (retirado de Bouillon *et al.*, 2004).

Os hidróides têm grande importância no bentos marinho devido ao seu crescimento rápido (reprodução assexuada), seu pioneirismo na colonização de substratos naturais e artificiais e sua enorme diversidade de estratégias reprodutivas sexuadas (Gili & Hughes, 1995; Migotto, *et al.*, 2001). O grupo estabelece associação com diversos organismos marinhos (Shimabukuro, 2007; Puce, *et al.*, 2008) e são descritos como indicadores ambientais (Migotto, *et al.*, 1999).

Ainda que desempenhem um importante papel ecológico, algumas espécies podem se tornar invasoras e impactar negativamente as atividades humanas, como nos recentes casos de incrustação em sistemas de hidroelétricas do Rio de Janeiro e Paraná (Grohmann, 2008; Portella *et al.*, 2009; Borges *et al.*, 2010) visto que são transportados fixados em objetos à deriva e em casco de navios, dado o pequeno tamanho e a capacidade de colonização de substratos variados (Bornancim, 2007). Larvas e medusas também podem ser dispersas pela água de lastro de grandes embarcações (Carlton & Geller, 1993).

Em vista do exposto acima, torna-se claro que o conhecimento a respeito da taxonomia dos hidróides é essencial para o desenvolvimento de uma vasta gama de pesquisas como as que enfocam a diversidade de ciclos de vida, conservação, ecologia, biogeografia, filogenia, entre outros.

As análises filogenéticas dos Hydroidolina, especialmente com dados moleculares, estabeleceram o “status” filético das suas três principais ordens, embora as relações dentro e entre estes grupos ainda permaneçam incertas (Collins *et al.*, 2006; Cartwright *et al.*, 2008; Peña Cantero *et al.*, 2010). Esses esforços revelam novos padrões de evolução na morfologia e nos ciclos de vida (p. ex. Collins, 2002; Leclère, *et al.*, 2009).

A abordagem molecular na reconstrução das relações nos níveis de gênero e família, ou mesmo de populações surgiu como uma ferramenta poderosa que fornece resultados esclarecedores e cujo uso é crescente também para os hidrozoários (Schierwater & Ender, 2000; Schuchert, 2005; Galea & Leclère, 2007; Miglietta *et al.*, 2007; Moura *et al.*, 2008; Miglietta *et al.*, 2009; Peña Cantero *et al.*, 2010). Historicamente, a sistemática dos hidróides tem sido bastante problemática em virtude do ciclo de vida com alternância de gerações. Até a segunda parte do século 20, dois sistemas de classificação coexistiram, com muitas espécies com dois nomes para as duas fases de vida, um do pólipó (classificação baseada nas tecas, no arranjo dos tentáculos e na forma da colônia) e um da medusa (com base nos órgãos dos sentidos). Por isso, dependendo se a classificação era baseada na fase de hidróide ou na fase de medusa, uma espécie poderia estar classificada em dois gêneros ou mesmo em duas famílias diferentes (Boero, 1980).

A identificação dos organismos também é confusa. Os hidróides exibem poucos caracteres morfológicos tendo em vista a simplicidade anatômica e, como muitas espécies são coloniais, com pólipos especializados para alimentação, defesa e reprodução, frequentemente torna-se impossível a identificação específica quando se têm disponíveis apenas indivíduos ou colônias incompletas ou imaturas (ainda não produzindo medusas). Além disto, esses organismos têm grande plasticidade fenotípica, de modo que determinadas estruturas podem não estar sempre visíveis devido à influência das condições ambientais sobre a ontogenia.

A consideração do ciclo de vida completo, quando conhecido, tem reconciliado classificações divergentes (Schuchert, 1996; Bouillon & Boero, 2000; Bouillon *et al.*, 2006; Bouillon *et al.*, 2004) e, também, o uso de sequências de nucleotídeos tem sido extremamente útil, pois permite resolver a posição taxonômica mesmo na ausência de caracteres morfológicos e do desenvolvimento (ex. Schierwater & Ender, 2000). Os caracteres moleculares rejeitam ou confirmam o posicionamento das espécies em clados anteriormente determinados apenas por dados morfológicos e facilitam a discriminação de espécies crípticas, corrigindo o status cosmopolita conferido a muitas espécies (Schuchert, 2005; Miglietta *et al.*, 2007).

A família Hydractiniidae é uma das melhores estudadas em Hydrozoa e algumas espécies são organismos-modelo (Frank, *et al.*, 2001) para numerosas pesquisas na Biologia do Desenvolvimento desde a expressão de genes regulatórios (Cartwright *et al.*, 1999) ao crescimento das colônias (Yund *et al.*, 1987; Blackstone, 1996). Entre os Anthoathecata, essa família destaca-se pelo acentuado polimorfismo das colônias.

O “status” taxonômico de organismos extensamente utilizados em biologia experimental deve ser claro e bem resolvido, pois este é um pré-requisito crucial para saber até que ponto os resultados desses estudos podem ser generalizados. No entanto, devido às dificuldades sistemáticas e taxonômicas já comentadas para os Hydrozoa, existem hipóteses conflitantes a respeito da validade dos gêneros de Hydractiniidae (Cunningham & Buss, 1993; Bouillon *et al.*, 1997; Boero *et al.*, 1998; Miglietta *et al.*, 2010) e dos limites entre as espécies (Schuchert, 2008; Miglietta *et al.*, 2009). As resoluções apresentadas para os relacionamentos dentro da família baseiam-se tanto em dados morfológicos como moleculares.

Este estudo objetiva caracterizar uma espécie de Hydractiniidae para o Atlântico Sul e discutir a possibilidade de representar uma população introduzida na costa paranaense. Entretanto, para uma compreensão melhor dos gêneros, dada a atual problemática acerca da distinção dos gêneros da família, na primeira parte deste trabalho (Parte I) é apresentada uma sinopse dos sistemas de classificação propostos em nível genérico, buscando destacar as correspondências entre os esquemas morfológicos e moleculares e decidir sobre a classificação a ser adotada para a descrição da espécie (Parte II).

Parte I – Sinopse das classificações genéricas de Hydractiniidae

INTRODUÇÃO

A família Hydractiniidae L. Agassiz, 1862 agrupa hidrozoários coloniais, em sua maioria polimórficos (Schuchert, 2008) (fig. 3). Os pólipos surgem diretamente da hidrorriza, a qual, muitas vezes, forma uma lâmina incrustante sobre o substrato, constituindo colônias chamadas de estolonais. Esses hidrozoários usualmente são epizoóicos em conchas ocupadas por gastrópodes ou por caranguejos ermitões (Mercando & Lytle 1980; Van Winkle *et al.*, 2000; Puce *et al.*, 2008), ou, mais raramente, colonizam a superfície de algas ou rochas (Miglietta *et al.*, 2009). Geralmente, há alternância para o habitat planctônico por meio da formação de medusas que representam a fase sexuada do ciclo de vida.

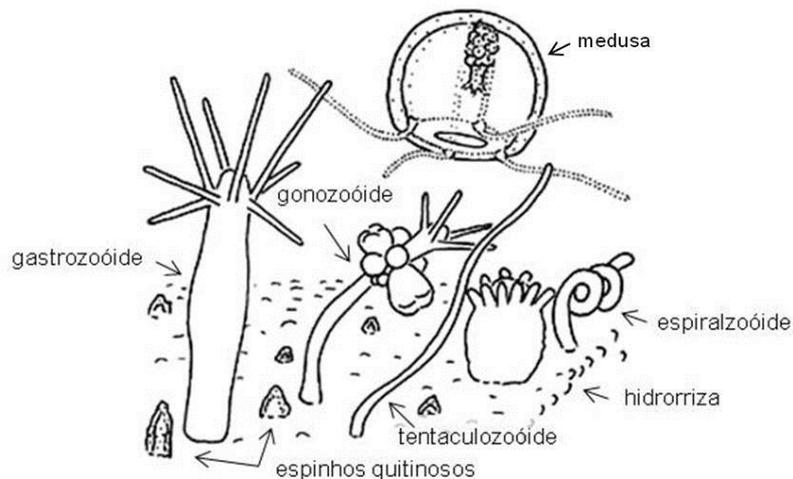


Fig 3. Polimorfismo na família Hydractiniidae. Ilustração baseada no padrão morfológico dos gêneros com maior riqueza de espécies (modificado de: <http://www.ville-ge.ch/mhng/hydrozoa/hydrozoa-directory.htm>).

A hidrorriza, ou estolão, constitui uma rede de canais gastrovasculares (ou tubos estolonais), que podem coalescer para formar uma camada contínua, laminar. Frequentemente apresenta espinhos quitinosos ou calcários os quais podem formar ramos e pilares. Menos comumente pode ser envolta por um esqueleto calcário (Bouillon *et al.*, 2006).

Os zoóides são atecados e diferenciam-se em: hidrantes ou gastrozoóides que são especializados em alimentação, gonozoóides que desempenham a função de reprodução e dactilozoóides que atuam na defesa da colônia (fig.3).

Os gastrozoóides apresentam uma ou mais voltas de tentáculos filiformes ao redor da boca ou tentáculos espalhados na metade distal do hidrante. Excepcionalmente há um ou dois tentáculos (Bouillon *et al.*, 2006). Os dactilozoóides, sem tentáculos e de presença variável, podem ser do tipo tentaculozoóides ou espiralzoóides (fig. 3).

Dos gonozoóides, com um ou mais verticilos de tentáculos orais ou sem tentáculos e boca, brotam os gonóforos, que originam medusas livres (fig. 4 A), ou eumedusóides e esporossacos (fig. 4 B e C respectivamente), formas medusóides de desenvolvimento incompleto que permanecem junto ao pólip, principalmente os esporossacos. Excepcionalmente os gonóforos podem surgir da hidrorriza (Bouillon *et al.*, 2006). Eumedusóides são medusas parcialmente formadas que maturam sexualmente antes de alcançarem o estágio de desenvolvimento somático no qual são capazes de nadar. Dependendo da espécie ou das condições ambientais, os eumedusóides podem se desprender da colônia, mas liberam seus gametas logo em seguida. Esporossacos constituem o caso mais extremo de degeneração, os gametas são produzidos no interior de “sacos” que representam as medusas, mas que não desenvolvem nenhum traço típico dessa fase.

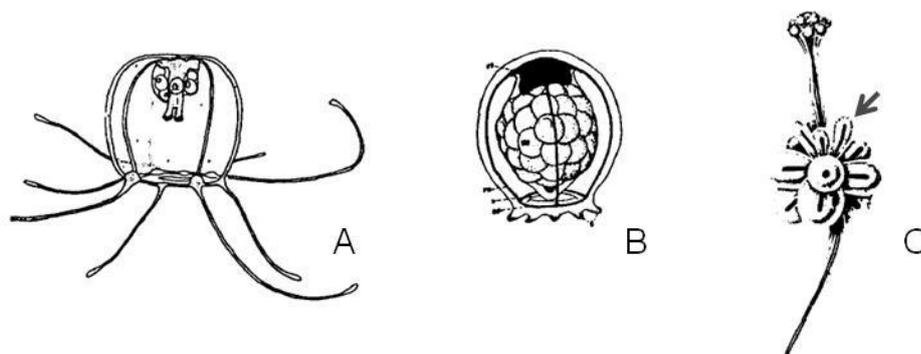


Fig. 4. Medusa livre (A) e reduções da medusa: eumedusóide (B) e esporossacos presos no gonozoóide (seta) (C) (de Cunningham & Buss, 1993).

A medusa Hydractiniidae (fig. 5) tem forma de campânula, com ou sem processo apical e quatro, oito ou mais tentáculos marginais sólidos, não agrupados. O manúbrio tubular não ultrapassa a margem da umbrela, e pode ou não conter na sua base um pedúnculo gástrico. A boca tem quatro lábios orais simples ou ramificados e alongados, para formar braços; com grupos terminais de nematocistos. Há quatro canais radiais e o canal

circular. As gônadas se formam sobre o manúbrio, algumas vezes se estendendo ao longo das porções proximais dos canais radiais; com ou sem ocelo (Bouillon *et al.*, 2006; Schuchert, 2008).

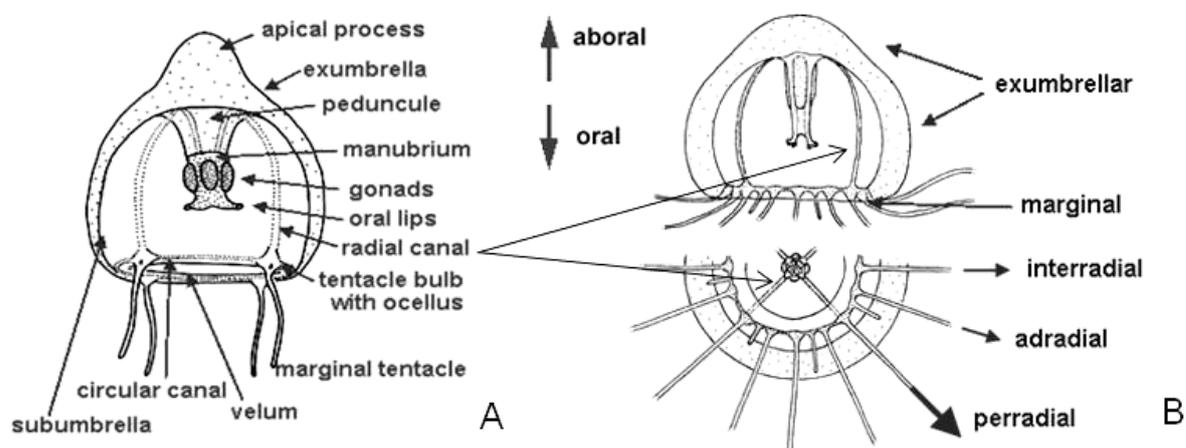


Fig. 5. Morfologia da Medusa. (A) As setas indicam as estruturas usadas para descrever o estágio de medusa; (B) em vista lateral (cima) e oral (baixo) e alguns termos importantes de posicionamento. Perradial significa situado no plano do canal radial (retirado de <http://www.ville-ge.ch/mhng/hydrozoa/hydrozoa-directory.htm>)

Assim como nos demais Hydrozoa, as colônias de Hydractiniidae têm grande plasticidade morfológica, de acordo com o substrato, com as condições ambientais, ou dependendo do estágio de desenvolvimento (Blackstone & Yund, 1989; Blackstone & Buss, 1991; Bouillon *et al.*, 2004; Ferrel, 2008). A hidrorriza, por exemplo, é um dos caracteres altamente variáveis, apresentando-se reticulada ou como uma lâmina, resultante do coalescimento dos estolões, e a superfície pode ou não ser recoberta por um perissarco quitinoso (fig. 6 e 7).

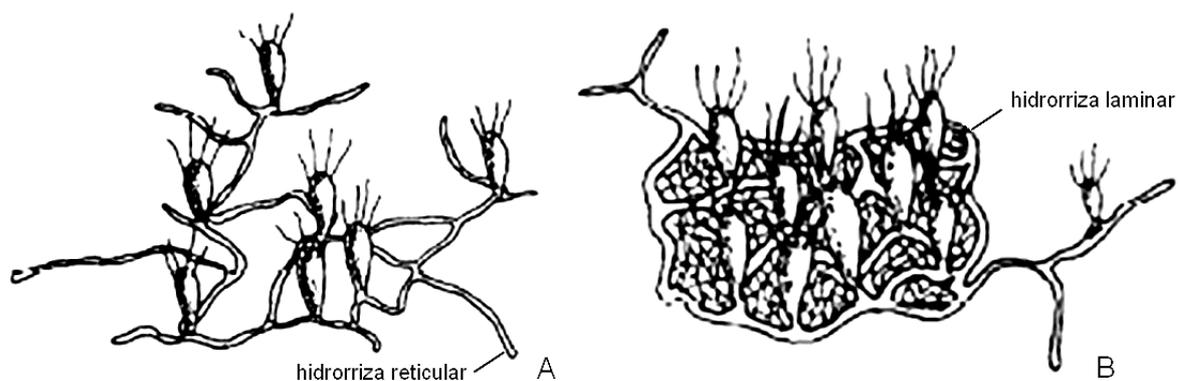


Fig. 6. Estruturação da hidrorriza. A. hidrorriza reticular; B. hidrorriza laminar. Modificado de Blackstone, 1996.

A escassez de caracteres morfológicos e a variação na forma das colônias, dificultam a estruturação taxonômica, bem como as análises filogenéticas. Os esquemas de classificação para os Hydractiniidae são fortemente baseados em caracteres reprodutivos como a presença/ausência da medusa, um caráter que é muito questionado quanto a sua validade para a separação de gêneros (Petersen, 1990; Cunningham & Buss, 1993; Boero *et al.*, 1996).

Na tentativa de identificar a espécie de Hydractiniidae que ocorre em abundância em Paranaguá, verificou-se que, apesar de ser uma das famílias mais bem estudadas de Hydrozoa, sua taxonomia é incerta e disputada (Cunningham & Buss, 1993; Bouillon *et al.*, 1997; Boero *et al.*, 1998; Miglietta *et al.*, 2009; Schuchert, 2008; Miglietta *et al.*, 2010). Assim, esta primeira parte do trabalho objetiva sintetizar as estruturas taxonômicas propostas para os gêneros da família Hydractiniidae com base em dados morfológicos e moleculares. Discussões acerca da identidade das espécies limitam-se às relacionadas com aquela estudada e serão apresentadas na Parte II deste trabalho.

1.0 Principais gêneros

Allman (1864) primeiro dividiu a família nos gêneros *Podocoryna* Sars, 1846 (= *Podocoryne*, grafia incorreta de *Podocoryna*, utilizada por Lütken, 1850), *Hydractinia* van Beneden, 1841 e *Stylactaria* Stechow, 1921 (= *Stylactis* Allman, 1864) que representam os principais gêneros de hidractinídeos e com maior riqueza de espécies.

Tradicionalmente esses gêneros são distinguidos com uma combinação de dois caracteres morfológicos: a configuração da hidrorriza (fig. 6) em colônias totalmente desenvolvidas e a estruturação da fase medusóide (fig. 3). Em *Podocoryna* a hidrorriza progride de um estado reticular coberto por quitina para o de uma lâmina, resultante da coalescência dos estolões, cuja superfície é composta de tecido vivo (referida como “cenossarco nu”) e as medusas são completamente formadas e capazes de nadar ativamente. Nas colônias de *Stylactaria*, a hidrorriza é reticular coberta por perissarco quitinoso e nas de *Hydractinia* é uma lâmina coberta por cenossarco nu (fig. 7) e ambas produzem eumedusóides fixos ou livres ou ainda esporossacos fixos (fig. 3) (Boero *et al.*, 1998).

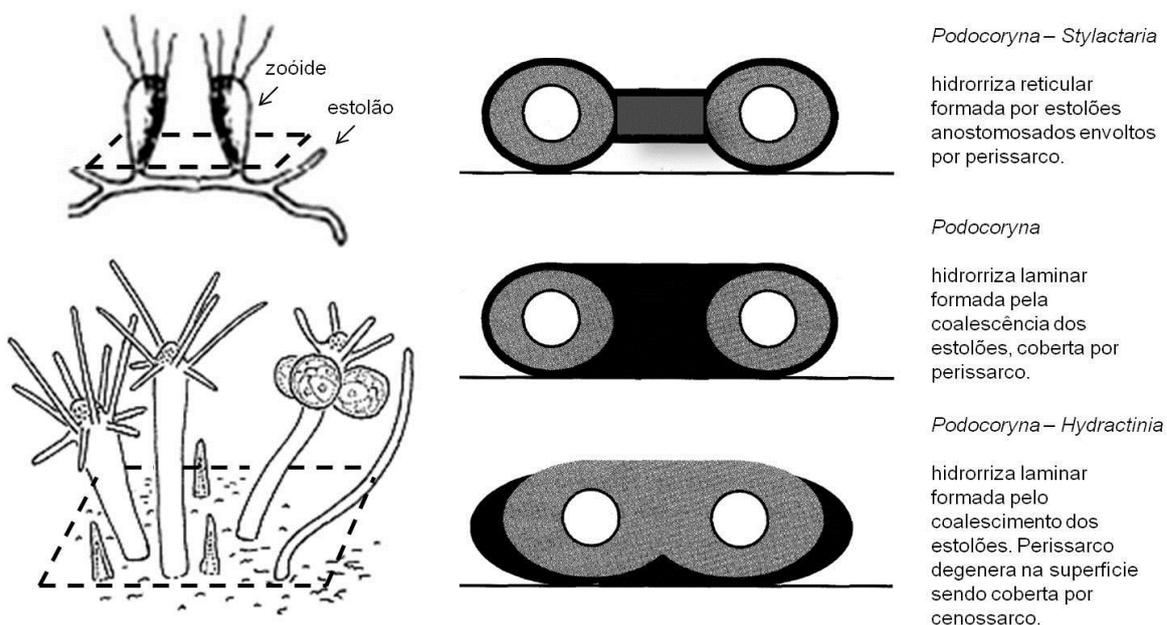


Fig. 7 Representação esquemática (em seção) das características da hidrorriza dos três principais gêneros da família Hydractiniidae. Preto: perissarco; cinza escuro (no esquema mais de cima): superfície do tubo estolonar transversal que conectaria dois tubos estolonais principais; cinza claro: cenossarco; branco: luz da cavidade gastrovascular dos zoóides. (Modificado de Blackstone, 1996 e Boero *et al.*, 1998.)

Vários autores sugeriram a sinonimização dos gêneros, devido à plasticidade das características diagnósticas, que não permite uma separação clara desses táxons. A hidrorriza varia de acordo com o substrato, com a idade da colônia ou com as condições ambientais e a reprodução por eumedusóides livres ou gonóforos fixos também é influenciada por fatores ambientais (Miglietta *et al.*, 2009). Motz-Kossowska (1905) uniu *Hydractinia*, *Podocoryna* e *Stylactaria* em *Hydractinia*. Broch, (1914) considerou que *Stylactaria* e *Hydractinia* não podiam ser separadas. Naumov, (1960) fundiu *Podocoryna* em *Hydractinia*. Todavia, vários autores continuaram a seguir a classificação dos três gêneros (Calder, 1988; Hirohito, 1988; Bouillon, 1995; Schuchert, 1996), sobretudo porque Bouillon (1985) formalizou os estágios de desenvolvimento da medusa como uma característica válida para diferenciar, em nível de gênero, os grupos de espécies com a fase hidróide similar. Bouillon *et al.* (1997) analisaram uma série de espécies e novamente propuseram a sinonímia de *Podocoryna* e *Stylactaria* com *Hydractinia*.

Com uma avaliação profunda dos caracteres diagnósticos e a elaboração de hipóteses filogenéticas a partir da classificação taxonômica, Petersen (1990), Cunningham & Buss (1993) e Boero *et al.* (1998) contribuíram para evidenciar a legitimidade desses três gêneros.

As diferenças entre os táxons, tanto nas características da hidrorriza como nas da fase medusóide, são explicadas como resultado de eventos de heterocronia, os quais podem ser definidos por mudanças no tempo relativo dos processos de desenvolvimento entre ancestrais e descendentes e podem ser aplicados em sentido comparativo nas mudanças entre táxons que estão relacionados em algum nível (Smith, 2003). O conceito de heterocronia, portanto, relaciona desenvolvimento e evolução na tentativa de explicar como alterações em processos ontogenéticos podem ser responsáveis pela diversidade observada. Blackstone & Buss (1991, 1992) e Blackstone (1996) sugeriram essa explicação para as características da hidrorriza ao compararem o crescimento de colônias de *Podocoryna* e *Hydractinia*.

O crescimento das colônias de *Podocoryna* e *Hydractinia* inicia com uma hidrorriza reticular, que se torna laminar ao longo do desenvolvimento (Blackstone & Buss, 1991; Blackstone, 1996). Todavia, enquanto *Podocoryna* matura sexualmente (produz gonozoóides) no estágio reticular da hidrorriza para, na sequência, atingir o aspecto de lâmina, as colônias de *Hydractinia* já apresentam a hidrorriza laminar logo no início do desenvolvimento, bem antes da maturidade sexual (Blackstone, 1996). A heterocronia, portanto, se refere à mudança do momento do ciclo de vida no qual se dá a coalescência dos estolões (formação do aspecto de lâmina) (Blackstone, 1996). Assim, nos termos da

heterocronia, a forma reticular é assumida como uma característica pedomórfica (i.e., o indivíduo adulto, ou seja, maduro sexualmente, retém a morfologia juvenil) comparada com a forma laminar (Blackstone & Buss, 1991, 1992; Blackstone, 1996).

Quanto ao estágio medusóide, a mudança ocorre no tempo de maturação das gônadas. Se a diferenciação dos gametas ocorre no pólip, a expressão da medusa é reduzida ou mesmo suprimida (Boero *et al.*, 1997), originando eumedusóides ou esporossacos. Essas formas representam “medusas” que se tornam maduras sexualmente antes do desenvolvimento completo, caracterizando um caso de pedomorfose (Miglietta *et al.*, 2009).

De acordo com a visão clássica sobre os caracteres filogenéticos dos Hydrozoa, (Naumov, 1960; Boero & Sarà, 1987; Boero *et al.*, 1997) e com filogenias moleculares recentes (Marques & Collins, 2004; Collins *et al.*, 2006), a presença de uma medusa livre é uma característica primitiva, enquanto a redução da medusa configura um estado derivado. Desse modo, de acordo com Boero *et al.* (1998), os gêneros separados constituiriam grupos válidos. *Podocoryna* deve ter características plesiomórficas ligadas à presença de medusas livres e também à posse de todos os estados de caráter da hidrorriza. *Stylactaria*, com medusa reduzida e hidrorriza reticular (ambos resultantes de pedomorfose), deve representar um clado monofilético. *Hydractinia* também deve ser um clado monofilético, no qual a medusa é reduzida e com diferenciação estolonar em lâmina de cenossarco.

Petersen (1990), na análise cladística da família Corynidae questionou a monofilia de gêneros definidos unicamente pelo grau de redução da medusa. Boero *et al.* (1998), concordando com Petersen (1990), aplica o mesmo princípio para Hydractiniidae. A figura 8 exemplifica o raciocínio desses autores: é possível que um evento de supressão da medusa origine os ancestrais (B e C) de novos clados monofiléticos de espécies sem medusa (B_1, B_2 e C_1, C_2), os quais podem ser considerados como gêneros legítimos. Mas o clado derivado de A_1 (A_1 = espécies que retiveram o estágio de medusa), pode evoluir no mesmo padrão do clado originado pela espécie ancestral A. Assim, a repetição de eventos pedomórficos levaria ao surgimento de espécies sem medusa (D e E) agrupadas em outro gênero. Esse quadro resulta em táxons polifiléticos (*Stylactaria* e *Hydractinia*) e parafiléticos (*Podocoryna*).

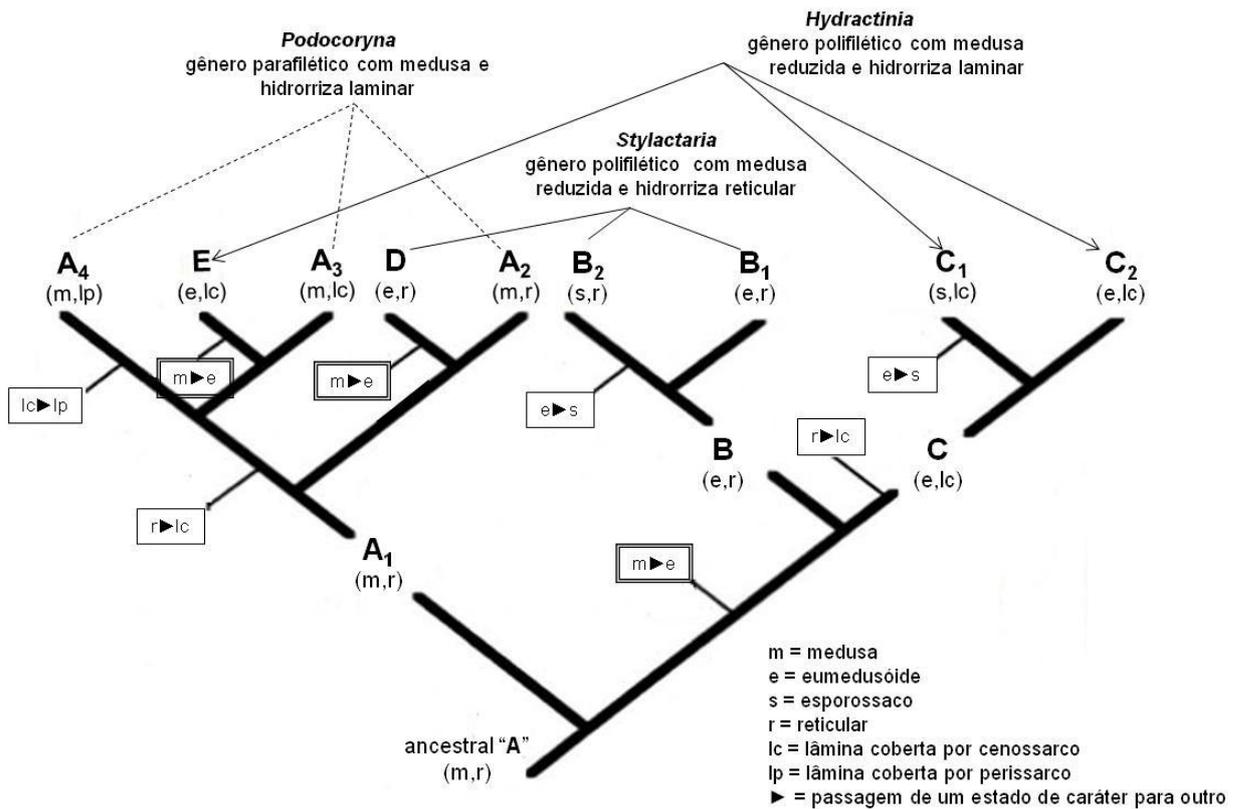


Fig. 8 Cladograma hipotético mostrando a possibilidade de polifilia dos gêneros de Hydractiniidae com medusa reduzida (*Stylactaria* e *Hydractinia*) e de parafilia do gênero compreendendo espécies com medusa (*Podocoryna*). *Stylactaria*, identificado por espécies com hidrorriza reticular e com medusa reduzida, incluiria espécies derivadas da espécie B, que são B₁ e B₂ mas também, a espécie D, derivada de A₁ por processo pedomórfico independente na "segunda geração". O mesmo é válido para *Hydractinia*, que compreenderia espécies de diferentes ancestrais (C₁, C₂ e E), sendo um gênero polifilético. O gênero com medusa, *Podocoryna*, seria parafilético porque não abrangeria todas as espécies derivadas de um único ancestral. Algumas das espécies provenientes do primeiro ancestral (A) pertenceriam aos gêneros com medusa reduzida (B e C). Modificado de Boero *et al.*, 1998.

O argumento de Petersen (1990) para a não monofilia dos gêneros baseou-se no fato de a perda da medusa ocorrer mais de uma vez, tanto dentro como entre os gêneros estabelecidos. Conforme Boero *et al.* (1998:28), o mesmo argumento pode ser usado para o tipo de organização da hidrorriza: em Hydractiniidae, tendo colônias com características pedomórficas (tais como as de *Stylactaria*) podem resultar de fenômenos independentes de heterocronia, afetando tanto a expressão da hidrorriza quanto da medusa.

De acordo com Boero *et al.* (1998), a supressão da medusa ocorreu independentemente e tantas vezes em Hydrozoa, que atualmente é considerado como um evento muito provável. Então, sob o indício de que os principais gêneros de Hydractiniidae não constituem grupos naturais, Boero *et al.*, (1998) propuseram unir os gêneros polifiléticos e parafiléticos, no mais antigo, *Hydractinia* van Beneden 1841, de modo a ter um clado monofilético.

A hipótese defendida por Petersen (1990) e Boero *et al.*, (1998), de que há homoplasia nos padrões pedomórficos teve apoio de filogenias moleculares. Cunningham & Buss (1993) compararam sequências do gene mitocondrial que codifica a subunidade ribossômica maior (16S rDNA) de treze representantes de *Hydractinia*, *Podocoryna* e *Stylactaria* e, na topologia mais parcimoniosa, a monofilia de todos os gêneros não foi sustentada, indicando que a redução da medusa ocorreu mais de uma vez (fig. 9).

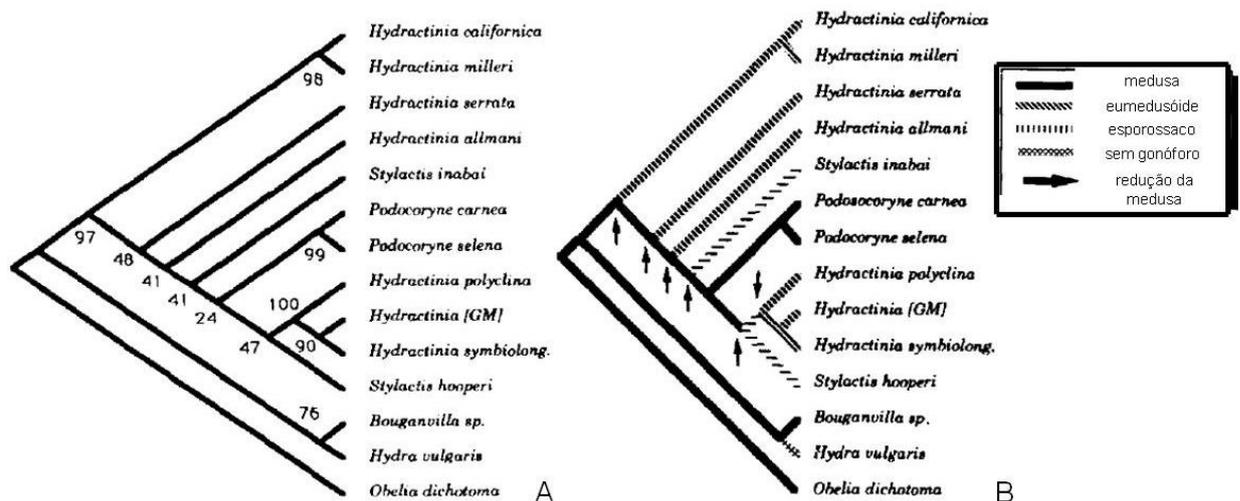


Fig. 9 Árvores filogenéticas de comprimento mínimo para sequências do gene 16S na família Hydractiniidae. Os números referem-se a porcentagem de suporte dos nós – bootstrap (PAUP 3.0). A. árvore de parcimônia: 220 passos de comprimento (PAUP 3.0), índice de consistência = 0.649; B. Distribuição dos caracteres de redução do estágio medusóide na árvore de parcimônia. O comprimento mínimo da árvore obtida requer múltiplos eventos de redução da medusa (segundo a árvore de parcimônia, a perda da medusa ocorreu seis vezes dentro de Hydractiniidae). Retirado de Cunningham & Buss (1993).

Embora muitos nós na árvore de parcimônia sejam fracamente suportados pela análise de bootstrap (fig. 9 A), há suporte para a conclusão de que houve mais de um episódio de redução da medusa na família Hydractiniidae, de forma que *Podocoryna*

Stylactaria e *Hydractinia*, não representariam clados monofiléticos. As árvores obtidas por Cunningham & Buss (1993), que satisfaziam apenas uma ocorrência de perda da medusa (opção de restrição PAUP 3.0) e assim constituiriam todos os gêneros como monofiléticos, tinham dez ou mais passos em relação à árvore mais parcimoniosa (fig. 9). O número de posições de caracteres favorecendo essas árvores foi significativamente menor que o número suportando a árvore de comprimento mínimo, i.e., a árvore de topologia restrita à um único evento de perda da medusa era significativamente pior que a árvore ótima (fig. 9), segundo indicado pelo teste de Templeton ($p < 0,05$).b

Estas análises na família Hydractiniidae, bem como filogenias moleculares recentes com outras famílias (Govindarajan *et al.*, 2006; Leclère *et al.*, 2007, 2009; Nawrocki *et al.*, 2010) sugerem que a redução da medusa via pedomorfose não foi um fenômeno gradual e progressivo de evolução num *continuum* de estados de caráter, do primitivo ou medusa livre, ao intermediário ou eumedusóide, ao avançado ou esporossaco, de modo que não é um caráter adequado para a distinção de gêneros.

Considerando que o sistema taxonômico deve representar as relações filogenéticas entre os táxons, a sugestão de Boero *et al.* (1998) de unir *Podocoryna* e *Stylactaria* em *Hydractinia* é válida já que constitui um clado monofilético e assim elimina as incongruências entre a hipótese evolutiva e a delimitação de gêneros pela ocorrência de eventos independentes de pedomorfose. Essa resolução foi seguida por muitos autores (Bouillon & Boero, 2000; Schuchert, 2001; 2008; Bouillon *et al.*, 2006; Stampar *et al.*, 2006).

1.1 Gêneros raros:

Em relação aos principais gêneros já tratados aqui, os demais são raros e morfologicamente muito distintos. Poucos foram incluídos em análises moleculares até o momento. Bouillon (1985) designou, além de *Hydractinia* van Beneden, 1841; *Podocoryna* Sars, 1846 e *Stylactaria* Stechow, 1921, designou os seguintes gêneros vivos para a família Hydractiniidae: *Hansiella* Bouillon, 1980, *Tregoubovia* Picard, 1958, *Clavactinia* Thornely, 1904, *Kinetocodium* Kramp, 1921, *Hydrocorella* Stechow, 1921 e *Janaria* Stechow, 1921.

Hansiella e *Tregoubovia* abrigam uma única espécie cada um, *H. fragilis* Bouillon, 1980 e *T. atentaculata* Picard, 1958. São gêneros descritos com base somente na medusa, uma vez que as fases de hidróide são desconhecidas. *Hansiella* foi incluída em Hydractiniidae devido aos seus quatro lábios orais simples com grupos de cnidócitos e *Tregoubovia*, com base em poucas similaridades, a posição interradianal das gônadas e a

boca com quatro braços orais (fig. 10 A, B), mas a presença de mesentérios e processos exumbrelares centrípetos (tentáculos marginais desenvolvidos na mesogléia da exumbrela), entre outros, não estão de acordo com os caracteres da família. Uma medusa semelhante a *H. fragilis* e *T. atentaculata* é *Thecocardium quadratum* (Werner, 1965), da família Ptilocodiidae Coward, 1909, que têm em comum a presença de anéis de nematocistos marginais e de processos exumbrelares centrípetos (fig. 10 C). Por isso, Bouillon *et al.*, 1997 transferiram *Hansiella* e *Tregoubovia* para a família Ptilocodiidae.

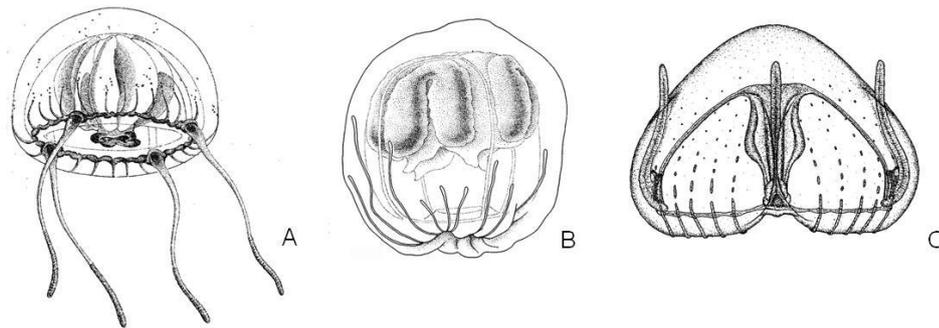


Fig. 10 Ptilocodiidae. A. *Hansiella fragilis*; B. *Tregoubovia atentaculata*; C. *Thecocardium quadratum*. Retirado de Bouillon *et al.*, 2006.

Clavactinia é caracterizado apenas pela fase polipóide, já que se reproduz por esporossacos. Difere dos principais gêneros de Hydractiniidae por apresentar tentáculos distribuídos na metade distal do hidrante (fig. 11 A) (considerações abaixo).

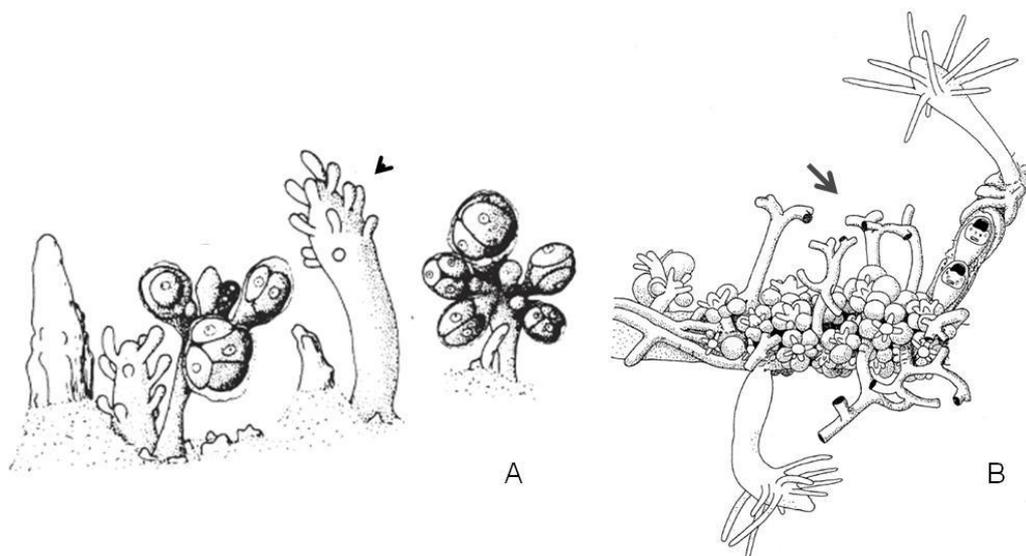


Fig. 11 A. *Clavactinia gallensis*, notar tentáculos distribuídos na metade distal do hidrante (cabeça de seta); B. *Fiordlandia protecta*, seta indica tubos eretos da hidrorriza arqueados sobre os gonozoóides. Modificado de (A) Bouillon *et al.* (1997) e (B) Schuchert, (1996).

Kinetocodium (fig. 12) compreende somente uma espécie que foi encontrada poucas vezes, epizoóica em gastrópodes pelágicos. Devido aos dactilozoóides e à presença de um anel oral de nematocistos na medusa, Kramp (1957) associou *Kinetocodium* à Hydractiniidae. Schuchert (2007) considera improvável em função do desenvolvimento dos gonóforos sobre os estolões. A medusa não se enquadra em qualquer família de Filifera. Schuchert (2007) agrupa *Kinetocodium* provisoriamente na família Pandeidae para permitir uma comparação com outros gêneros de posicionamento incerto nessa família. Boero *et al.* (1998) e Schuchert (2007) julgam necessário o conhecimento da medusa madura e do ciclo do vida completo para esclarecer as afinidades.

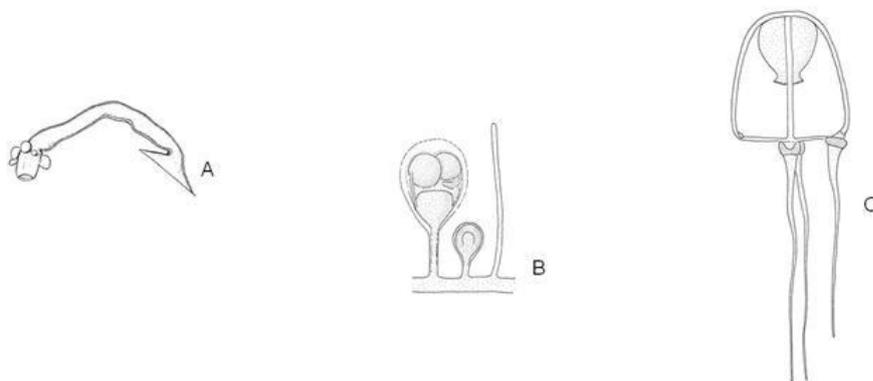


Fig. 12. *Kinetocodium danae* Kramp, 1921. A. hidrante; B. estolão com gonóforo e dactilozoóide; C. Medusa. Retirado de Schuchert, 2008.

Hydrocorella e *Janaria* são caracterizados pela hidrorriza impregnada com carbonato de cálcio, constituindo um esqueleto calcário. Formam colônias polimórficas sobre conchas de gastrópodes ocupadas por caranguejos ermitões e a reprodução é por esporossacos. Sob a camada calcária de ambos há vesículas ectodermais, de função desconhecida, que se comunicam com a superfície. A hidrorriza de *Hydrocorella* desenvolve pilares largos e estrias longitudinais cobertas por espinhos. Os gastrozoóides têm um ou dois tentáculos mais longos e os gonozoóides são tentaculados (fig. 13 A-E). O esqueleto de *Janaria* recobre inteiramente a concha do ermitão (inclusive a parte interna), irradiando uma série de ramos calcários, espinhos também estão presentes. Os tentáculos dos gastrozoóides são idênticos e os gonozoóides são atentaculados (fig. 13 F-G) (Bouillon *et al.*, 2006) (considerações no tópico 1.2).

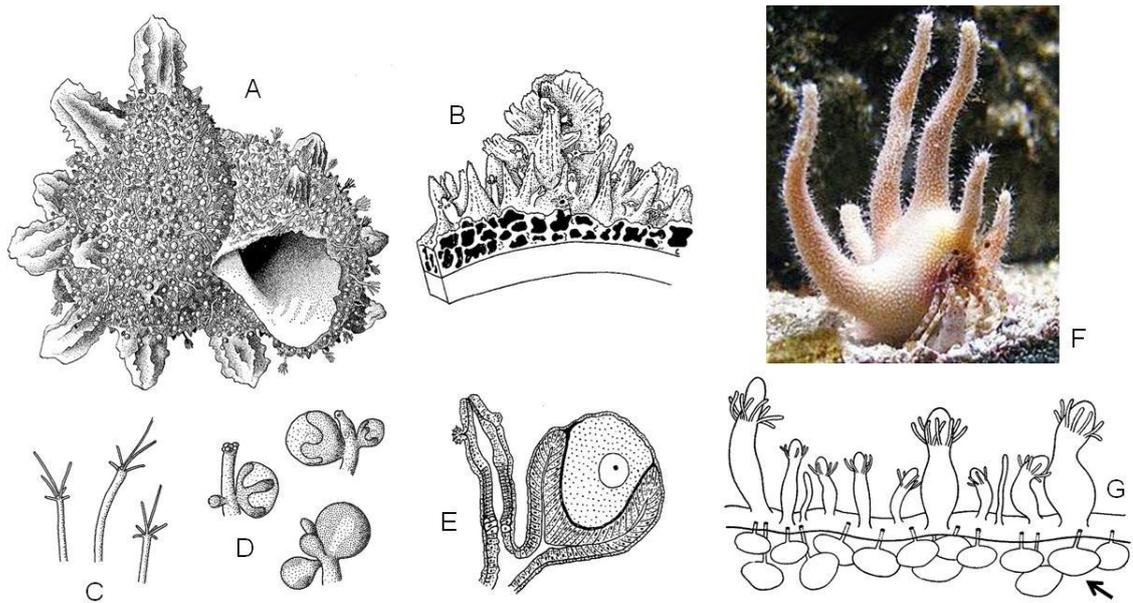


Fig. 13. *Hydrocorella africana* Stechow, 1921. A. colônia, cobrindo completamente uma concha de caranguejo-eremitão; B. seção através da colônia e da concha hospedeira mostrando as vesículas no esqueleto calcário e hidrantes contraídos; C. gastrozoóides; D. gonozoóides; E. detalhe de um gonozoóide. F. *Janaria mirabilis*, ramos calcários irradiando da concha ocupada pelo caranguejo-eremitão. G. visão esquemática de uma seção da colônia, vesículas sob o esqueleto calcário (seta). A-E; G Bouillon, *et al.* (2006); F. modificado de <http://reef.pantshead.com/?p=447>.

Schuchert (1996) propôs um novo gênero para Hydractiniidae, *Fiordlandia*, baseado em duas características principais: tentáculos dispersos no gastrozoóide e a presença de tubos ramificados emergindo da hidrorriza, presumivelmente para a proteção dos gonóforos (fig. 11 B).

Bouillon *et al.* (1997) discordaram do estabelecimento de *Fiordlandia* como um novo gênero. Segundo esses autores, o arranjo dos tentáculos não é determinante na definição de um novo gênero de Hydractiniidae, além de ser a característica chave de *Clavactinia* (fig. 11 A). Logo, o desenvolvimento de tubos eretos na hidrorriza seria a única característica distintiva de *Fiordlandia*. Visto que nenhuma outra espécie conhecida de Hydractiniidae apresenta essa característica, Bouillon *et al.* (1997) assumem que *Fiordlandia protecta* pode representar o ancestral de um novo clado, merecendo o status genérico, entretando, destacam que não se pode prever o que evoluirá nos clados já existentes e julgam prematura a proposta de um novo gênero, acomodando uma única espécie, com base em um único caráter que pode não ter relevância na evolução do gênero *Clavactinia*. Assim a

proposta de Bouillon *et al.* (1997) é de sinonimizar *Fiordlandia* com *Clavactinia*. Schuchert (2010) mantém o novo gênero.

Schuchert (2001) adicionou o gênero *Clava*, antes designado na família Clavidae, em Hydractiniidae. *Clava* é monotípico e a espécie *Clava multicornis* difere dos hidractídeos já tratados aqui pelo monomorfismo das colônias e pela produção de esporossacos sobre os hidrantes, abaixo dos tentáculos (fig. 14). De acordo com Schuchert (2001) a presença de gonóforos sobre os hidrantes é uma condição plesiomórfica em Hydrozoa. No entanto, alguns Anthomedusae da subordem Filifera deslocaram o desenvolvimento dos gonóforos para os pedúnculos que sustentam os hidrantes ou para a hidrorriza. Segundo Schuchert (2001), essa característica é uma sinapomorfia que revela um clado dentro de Filifera, no qual Clavidae está inclusa. Entretanto, esta sinapomorfia mostra também, que a família Clavidae, abrangendo *Clava*, é polifilética, pois todos os membros de Clavidae, exceto *C. multicornis*, alteraram o local de produção dos gonóforos.

Schuchert (2001) afirma ainda que a diagnose de Hydractiniidae formulada por Bouillon *et al.* (1997) permite a inclusão de *C. multicornis*, muito embora os autores não façam referência ao monomorfismo e ao desenvolvimento de gonóforos nos gastrozóides. Schuchert (2001) ainda salienta que sem a transferência de *Clava* para Hydractiniidae esta família e Clavidae são inseparáveis.

Stampar *et al.* (2006) chamam a atenção para falhas na diagnose dos hidractídeos. Com base na literatura disponível na época, afirmam que várias espécies de *Hydractinia* apresentam caracteres que não estão listados ou diferem dos que foram incorporados na diagnose da família. Como exemplo, citam o monomorfismo. Ainda Stampar *et al.* (2006) assumem que *Hydractinia sarsii* (Steenstrup, 1850) é monomórfica e descrevem uma nova espécie, *H. uniformis*, na qual o monomorfismo é um dos caracteres distintivos. Schuchert (2008) considera *H. sarsii* como polimórfica, mas ressalta que os gastrozóides e os gonozoóides são muito semelhantes.

A inclusão de *Clava* em Hydractiniidae Agassiz, 1862 torna essa família um sinônimo júnior de Clavidae Mc Crady 1859. Com a prioridade de Clavidae esse táxon representaria algo diferente do conhecido há décadas, o que causaria confusão taxonômica. Assim, Bouillon *et al.* (2006) mantiveram a classificação original do gênero e destacam a necessidade de um conhecimento melhor das relações entre os táxons.

Cartwright *et al.* (2008) realizaram análises filogenéticas de vários clados de Hydroidolina utilizando seqüências de DNA parciais do gene mitocondrial 16S rDNA e seqüências quase completas dos genes nucleares 18S rDNA e 28S rDNA. As análises mostraram *C. multicornis* como o táxon irmão do hidractídeo *Podocoryna carnea* com forte apoio em ambas as árvores de máxima verossimilhança (ML) e máxima parcimônia (MP)

(valores de bootstrap = 94 para ML e 89 para MP) sustentando a decisão de Schuchert (2001). Schuchert (2008, 2010) e Miglietta (2009) adotam *Clava* como um gênero da família Hydractiniidae.

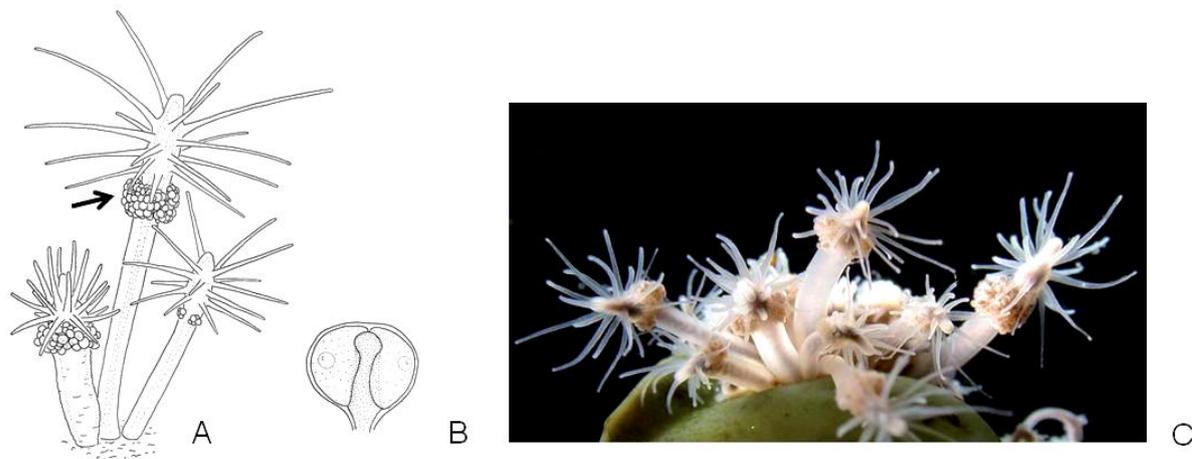


Fig. 14 A. *Clava multicornis*, esporossacos sob os tentáculos do gastrozoóide (seta); B. esporossaco. C. Colônia viva de *Clava multicornis*, contraída. Retirado de Schuchert, 2008.

Bouillon *et al.* (1997) sinonimizaram o gênero *Hydrissa* Stechow, 1921, da espécie *Hydrissa sodalis* Stimpson, 1859 (fig. 15) com o gênero *Hydractinia*. Contudo Miglietta *et al.* (2009) retomou ao uso do gênero *Hydrissa* (considerações no tópico 1.2). *Hydrissa* possui grânulos de carbonato de cálcio nas células gastrodermais sem formar esqueleto calcário, geralmente é epizóico em conchas de gastrópodes. Da hidrorriza emergem processos arborescentes cobertos por espinhos. Os gastrozoóides possuem até 60 tentáculos, gonozoóides originam esporossacos e os dactilozoóides são raros (Hirohito, 1988).

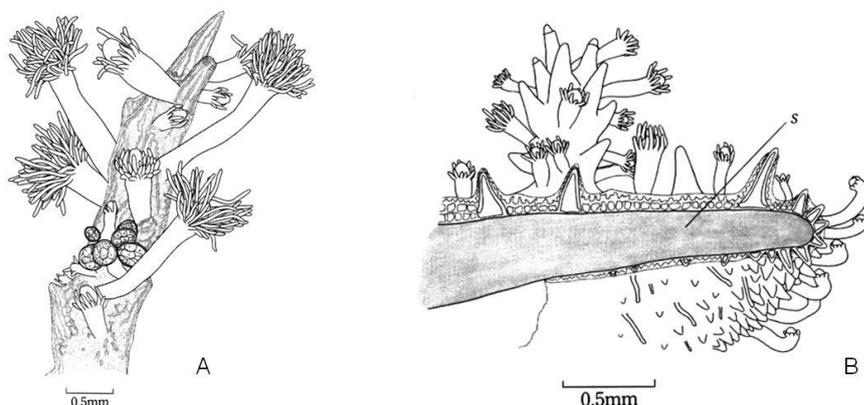


Fig. 15. *Hydrissa sodalis*. A. Processo arborescente com hidrante e gonozoóides. B. Parte de colônia crescendo sobre concha (s), hidrorriza expande-se além da margem Retirado de Hirohito, 1988.

Schuchert (2010) considera o gênero *Cnidostoma* Vanhöffen, 1911 na família Hydractiniidae, com uma única espécie, *Cnidostoma fallax* Vanhöffen, 1911 (= *Archaeoceania tournieri* Picard & Rahm, 1954), da qual é conhecida apenas a medusa (de acordo com a base de dados *World Register of Marine Species* referido como WoRMS, 2010). As afinidades do gênero são bastante obscuras. No trabalho de Kramp (1961) (no qual a espécie é citada como *Podocoryne tournieri*) o adendo informa que Picard considera *C. fallax* idêntica à *P. tournieri*, pertencendo ao gênero *Cnidostoma*, ao qual ele refere na família Clavidae.

1.2 Gêneros calcários versus principais gêneros - Novos gêneros:

Miglietta *et al.* (2010) estudaram por meio de filogenia molecular a evolução do esqueleto calcário na família Hydractiniidae. Foram utilizadas sequências parciais de cinco genes: do gene mitocondrial que codifica para a subunidade ribossômica maior (16S), do gene nuclear 28S, do gene nuclear para a subunidade ribossômica menor (18S), além dos nucleares codificadores da proteína calmodulina (Cam) e do fator de alongamento 1 α (EF1). Foram analisadas 31 espécies, duas com esqueleto calcificado, cinco com grânulos de carbonato de cálcio nas células gartrodérmicas e 24 sem sinal de calcificação (fig. 16).

Na topologia obtida, apenas as espécies *Hydractinia echinata* (Fleming, 1828) e *Hydractinia symbiolongicarpus* Buss & Yund, 1989 são grupos-irmãos dos gêneros *Hydrissa* e do calcificado *Janaria* (fig. 16), demonstrando que as demais espécies de *Hydractinia* evoluíram de ancestrais diferentes. Esta idéia torna o gênero *Hydractinia* um agrupamento polifilético, discordando, portanto, do proposto por Boero *et al.* (1998).

Aplicando a monifilia à *Hydractinia*, conforme a proposta de Boero *et al.* (1998), *Hydrissa* e *Janaria* devem ser sinonimizados com *Hydractinia*. Esta configuração revela que a sugestão daqueles autores de reunir *Stylactaria* e *Podocoryna* em *Hydractinia*, para obter um gênero monofilético, é problemática, já que gêneros que são claramente distintos, tais como *Janaria*, também seriam incluídos levando a uma desuniformização dos caracteres, com pouca resolução para estudos comparativos. Nesse panorama, a filogenia gerada por Miglietta *et al.* (2010) rejeita a monifilia de *Hydractinia* tal proposta, mas também define gêneros monofiléticos.

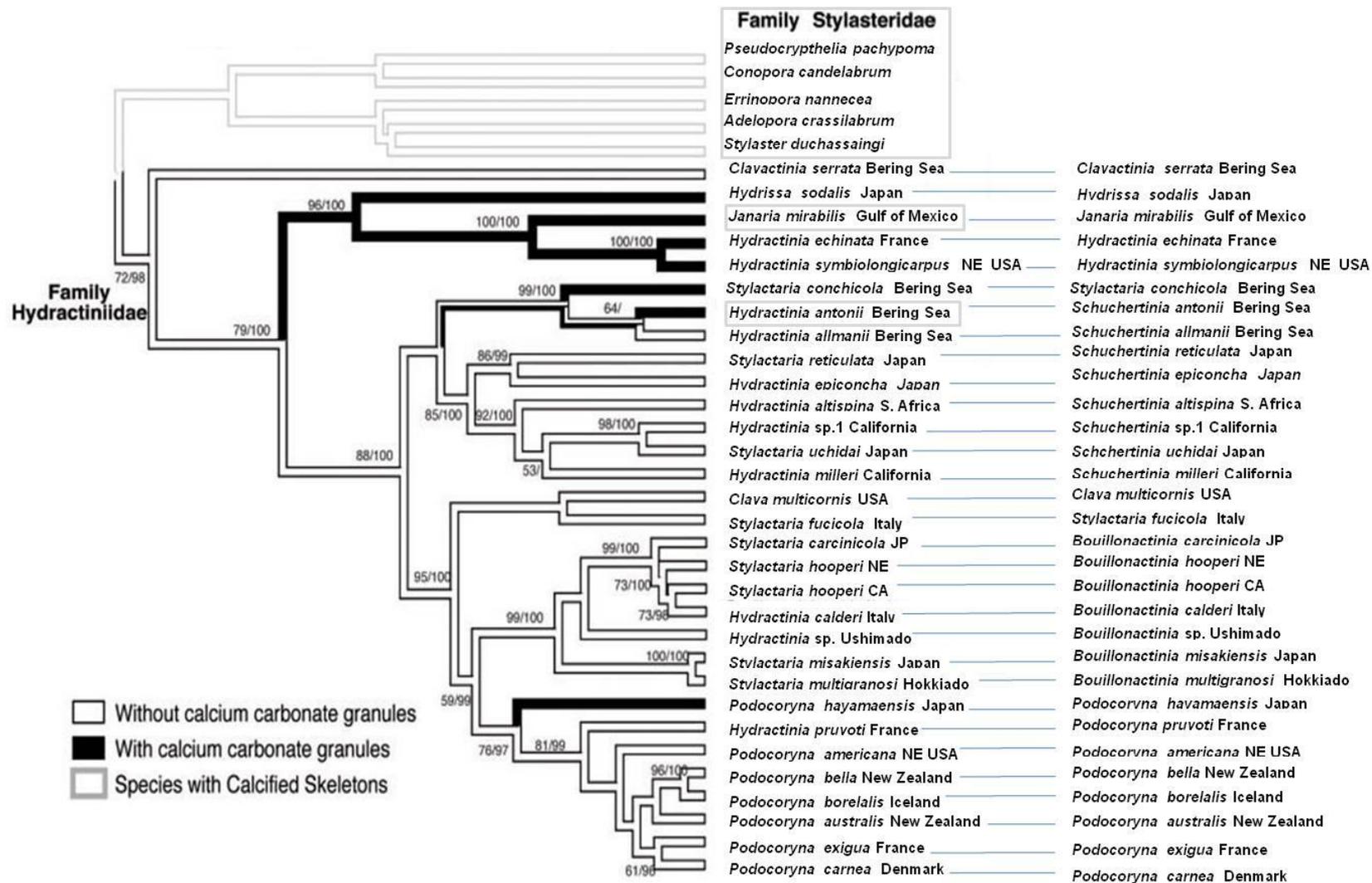


Fig. 16 Máxima Parcimônia da hipótese filogenética para a evolução do esqueleto calcificado na família Hydractiniidae. A coluna de nomes mais à direita refere-se a proposta de Miglietta *et al.* (2010). Os números nos nós indicam os valores de suporte bootstrap / bayesiano (probabilidades posteriores) (modificado de Miglietta *et al.* (2010)).

Miglietta *et al.* (2010) retêm o nome do gênero *Hydractinia* apenas para o grupo monofilético aninhado dentro de *Hydrissa* e *Janaria* (fig. 16). O nome foi mantido porque o clado inclui *Hydractinia echinata*, a espécie tipo do gênero (Fleming, 1828), conforme exigido pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Outras espécies anteriormente denominadas *Hydractinia* deviam ser atribuídas a outros gêneros. A prática de atribuição de nomes genéricos para os grupos monofiléticos, que incluem espécies tipo de gêneros, permitiu a manutenção da maioria dos gêneros tradicionais, incluindo *Hydractinia*, *Podocoryna*, *Hydrissa*, *Janaria*, *Clavactinia*, *Stylactaria* e *Clava*. Isso deixou dois grupos monofiléticos bem suportados (fig. 16) sem nomes de gênero. Miglietta *et al.* (2010) então os nomeiam como *Schuchertinia* e *Bouillonactinia*.

O gênero *Schuchertinia* compreende um grupo monofilético fortemente suportado (fig. 16), com espécies heterogêneas, ecológica e morfologicamente, e anteriormente designadas em *Stylactaria* e *Hydractinia*. *Schuchertinia* é caracterizado por apresentar como caracter diagnóstico morfológico somente a reprodução por esporossacos, exceto por *H. epiconcha* Stechow, 1908 que libera medusóides. As espécies do gênero apresentam hidrorriza reticular coberta por perissarco, ou laminar, coberta por cenossarco nu. Caracterizam-se também pela reprodução por esporossaco ou eumedusóide e habitam uma grande variedade de substratos. Miglietta *et al.* (2010) informam que esse gênero inclui todas as espécies que estão restritas à colonização de substratos não móveis, substratos artificiais, bem como algas. Miglietta *et al.* (2010) propõe *Schuchertinia epiconcha* (Stechow, 1921) para espécie tipo do gênero (fig. 17).

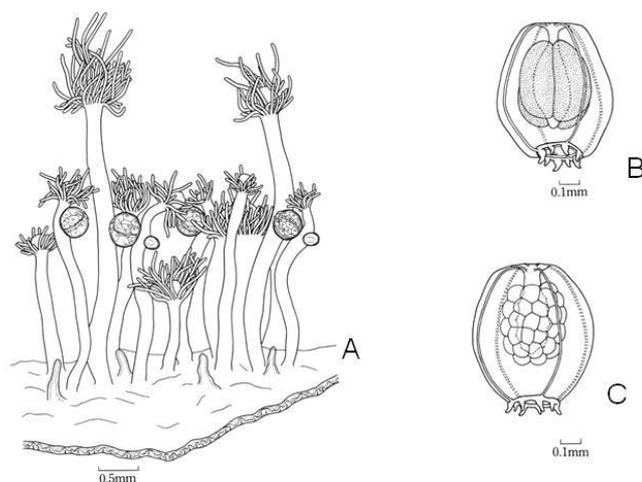


Fig. 17 *Schuchertinia epiconcha* (Stechow, 1921) (= *Hydractinia epiconcha*). A. parte de uma colônia. B. eumedusóide macho logo após a liberação. C. eumedusóide fêmea logo após a liberação. Retirado de Hirohito, 1988.

O gênero *Bouillonactinia* acomoda um grupo monofilético fortemente suportado (fig. 16), com espécies homogêneas morfológicamente, anteriormente designadas para *Stylactaria* e *Hydractinia*. Todos os membros deste gênero formam hidrorriza reticular coberta por perissarco e reproduzem-se por eumedusóides. Além de apresentar gonóforos fixos, muitos são partenogenéticos, devido à não ocorrência de gonozoóides masculinos (Namikawa, 1991). Algumas espécies são encontradas somente sobre conchas ocupadas por gastrópodes ou por caranguejos hermitões (Namikawa, 1991; 1997). Miglietta *et al.* (2010) designou *Bouillonactinia multigranosi* (Hiro 1939) como espécie tipo do gênero.

Hydractinia calderi Bouillon, Medel & Peña-Cantero, 1997, que foi incluída em *Bouillonactinia*, foi descrita de acordo com a sinonimização de Boero *et al.* (1998), por isso está sob o gênero *Hydractinia*, mas suas características são típicas do *Stylactaria* (Bouillon *et al.*, 1997). Miglietta *et al.* (2010) não fornece diferenciação entre *Bouillonactinia* e o gênero *Stylactaria*, que na sua hipótese filogenética, abriga apenas a espécie *Stylactaria fucicola* (Sars, 1857).

As espécies de *Schuchertinia* e de *Bouillonactinia* compartilham a formação de uma hidrorriza reticular coberta por perissarco e a reprodução por eumedusóides (*Schuchertinia epiconcha*). Isto revela que a definição desses gêneros não é prática, levando a enganos, principalmente quando os espécimes não estão férteis.

O gênero *Hydractinia* foi composto apenas por espécies anteriormente designadas para *Hydractinia* “sensu” Allman (1864). Por isso, embora o gênero não tenha sido descrito por Miglietta *et al.* (2010), deve manter a diagnose original (ver tópico 1.0). *Hydractinia* também apresenta caracteres em comum com *Schuchertinia* e *Bouillonactinia*.

Miglietta *et al.* (2010) também não apresentam uma descrição para o gênero *Podocoryna*. A maioria das espécies compreendidas por este táxon originalmente eram classificadas no antigo gênero de mesmo nome. Então é provável que *Podocoryna* possa manter a diagnose tradicional (ver tópico 1.0). A inclusão no clado da espécie *Hydractinia pruvoti* (Motz-Kossowska, 1905), que se reproduz por esporossaco, deve representar uma exceção.

Com exceção de *Hydrissa*, *Janaria*, *Clavactinia* e *Clava*, os táxons *Podocoryna*, *Hydractinia*, *Stylactaria*, *Schuchertinia* e *Bouillonactinia*, da classificação de Miglietta *et al.* (2010), apresentam coincidências morfológicas entre si, da mesma forma que no esquema taxonômico tradicional dos principais gêneros de Hydractiniidae (ver tópico 1.0). A falta de caracteres excludentes entre os gêneros dificulta a classificação das espécies que não fizeram parte da análise filogenética molecular apresentada por Miglietta *et al.* (2010). Provavelmente, apenas *Podocoryna* possa ser distinguido, devido à formação de medusas completamente desenvolvidas.

Miglietta *et al.* (2010) contribuíram para o estabelecimento de grupos naturais na família Hydractiniidae mas, a nova estrutura genérica é bastante limitada para identificações baseadas na morfologia. Novas análises, levando em consideração a especificidade com hospedeiros e com a inclusão de mais espécies talvez definam melhor os clados obtidos.

CONCLUSÃO

A falta de caracteres morfológicos consistentes para a definição de gêneros em Hydractiniidae limita o estabelecimento de um esquema de classificação adequado. O uso da estrutura da hidrorriza e da fase medusóide para a delimitação dos principais gêneros foi considerado inadequado pelo fato de gerar táxons muito similares entre si e artificiais (poli e parafiléticos).

Filogenias moleculares recentes, explicadas pelo grau de calcificação do esqueleto das espécies, produziram grupos naturais para a família Hydractiniidae. Os gêneros propostos, entretanto ainda são caracterizados pelo arranjo da hidrorriza e pela expressão da medusa, caracteres que são influenciados pelas condições ambientais. Além disso, esses caracteres se repetem na diagnose de muitos dos gêneros estabelecidos, dificultando identificações baseadas na morfologia. Entre *Podocoryna*, *Hydractinia*, *Stylactaria*, *Schuchertinia* e *Bouillonactinia* (“sensu” Miglietta *et al.*, 2010), provavelmente apenas *Podocoryna* possa ser distinguido, devido à formação de medusas completamente desenvolvidas.

Os táxons *Hydrissa*, *Janaria*, *Clavactinia* e *Clava* (“sensu” Miglietta *et al.*, 2010) não abrangeram espécies anteriormente designadas em outros gêneros, de modo que retiveram a descrição original. Contudo, a identidade dos gêneros menos comuns ainda não está completamente resolvida sendo necessário o conhecimento do ciclo de vida dos gêneros *Hansiella*, *Tregoubovia*, *Cnidostoma* e *Kinetocodium*.

As afinidades entre *Clavactinia* e *Fiordlandia* ainda estão incertas. A descoberta de hidractíneos com características que evidenciem estados de transição entre *Clavactinia* e *Fiordlandia* pode esclarecer o relacionamento entre estes gêneros.

Embora *Clava* apresente caracteres morfológicos pouco usuais para os hidractíneos, a filogenia molecular suporta sua inclusão na família. A falta de correspondência entre estas análises pode ser solucionada através de uma revisão da morfologia de possíveis espécies monomórficas (*Hydractinia sarsii*) e pelo estudo da evolução desse caráter em Hydractiniidae.

PARTE II – Caracterização de uma espécie de *Podocoryna* M. Sars, 1846 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae), abundante em substrato artificial na região portuária de Paranaguá

INTRODUÇÃO

Hydractiniidae L. Agassiz, 1862 é uma família de hidrozoários coloniais, tipicamente polimórficos (fig. 3) nos quais o ciclo de vida alterna entre fases polipóides (sésseis) e medusóides (pelágicas), a última com variados graus de desenvolvimento (fig. 4). Uma descrição completa das características da família e dos gêneros dentro da família foi fornecida da Parte I.

As colônias polipóides comumente incrustam em conchas habitadas por gastrópodes ou por caranguejos ermitões (Williams & Mcdermott, 2004; Puce *et al.*, 2008; Schuchert, 2008; Miglietta *et al.*, 2009) com indícios de que essa interação é bastante estreita. Cunningham *et al.* (1991) supõe uma história evolutiva compartilhada entre hospedeiro e epibionte. Mercado & Lytle (1980) e Buss & Yund (1989) encontraram associações espécie-específicas, preferenciais, mas não obrigatórias. A colonização de outros substratos, como algas, peixes, rochas ou substratos artificiais é rara (Schuchert, 2008; Miglietta *et al.*, 2009).

Existem seis espécies de Hydractiniidae registradas na costa brasileira (Tabela 1): *Hydractinia minima* (Trinci, 1903), nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro, *H. minuta* (Mayer, 1900) e *Stylactaria hooperi* (Sigerfoos, 1899), em São Paulo, *Stylactaria* sp., em São Paulo e Pernambuco (Migotto *et al.*, 2002), *Podocoryna carnea* (M. Sars, 1846) no litoral dos estados do Paraná e Santa Catarina (Correia, 1983) e *H. uniformis*, encontrada sobre fragmentos do coral escleractínio *Mussismilia hispida* (Verrill, 1902) (Anthozoa: Mussidae), coletados na Praia Grande, São Paulo (Stampar *et al.*, 2006).

Tabela 1. Registros de espécies da família Hydractiniidae no Brasil. Siglas: E-eumedusóide; M-medusa; NE-nordeste; P-pólipo; PE- Pernambuco; PR-Paraná; RJ- Rio de Janeiro; S-sul; SE-sudeste; SC- Santa Catarina; SP- São Paulo.

Espécie	Região	Estado	Referência	Estágio de vida
<i>Hydractinia minina</i> (Trinci, 1903)	SE	SP, RJ	Vannucci, 1957 a 1963, Navas-Pereira 1980, Tronolone 2001	M
<i>Hydractinia minuta</i> (Mayer, 1900)	SE	SP	Tronolone, 2001	M
<i>Hydractinia uniformis</i> sp. nov.	SE	SP	Stampar <i>et al.</i> , 2006	P/M
<i>Podocoryna carnea</i> (M. Sars, 1846)	S	PR, SC	Correia, 1983	M
<i>Stylactaria hooperii</i> (Sigerfoos, 1899)	SE	SP	Moreira <i>et al.</i> 1979, Migotto 1996	P/E
<i>Stylactaria</i> sp.	SE, NE	SP, PE	Migotto 1996, Calder & Majal 1998	P

OBJETIVOS

Descrever as colônias de uma espécie de *Podocoryna* encontradas em substrato artificial na Baía de Paranaguá, e as medusas liberadas de colônias mantidas em aquários. É apresentada uma identificação da espécie com bases morfológicas e com a análise de sequências (540 pb) do gene mitocondrial 16S. Discute-se também a possibilidade de a população em questão representa uma introdução na costa paranaense.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Amostragem

O material analisado provém de placas de polietileno instaladas nas marinas do late Clube de Paranaguá (48°30'1.04"O, 25°30'54.73"S), situado no interior da Baía de Paranaguá, Estado do Paraná, sul do Brasil. Foram observadas colônias vivas e fixadas em formalina 4%. O material fixado foi coletado de fevereiro de 2007 a fevereiro de 2008. Colônias vivas foram observadas em campo, nos meses de outono e inverno de 2008, e em placas mantidas em aquário, coletadas em setembro e outubro de 2008 e em maio e junho de 2009.

2. Cultivo

As colônias permaneciam no aquário por cerca de um mês, com água do mar do local, temperatura e iluminação ambiente, aeração constante e alimentadas a cada três dias com larvas de *Artemia salina* (Linnaeus, 1758). As observações eram diárias, sob estereomicroscópio.

As medusas foram obtidas através do cultivo de colônias trazidas ao laboratório. Em julho de 2007 e junho de 2008 medusas foram coletadas após até quatro dias de permanência no aquário. Em setembro de 2010 colônias incrustadas em fragmentos de abraçadeiras plásticas de até 5 cm foram cultivadas em um recipiente de 150 ml com aeração constante. Com auxílio de pipetas as medusas liberadas de uma colônia isolada em um frasco foram coletadas assim que foram vistas na água (cerca de 10 minutos após o isolamento da colônia por isso, consideradas como "recém-liberadas"). As medusas liberadas das demais colônias durante as primeiras nove horas de manutenção no aquário foram transferidas para frascos menores a cada hora. Ao final das 9 horas as medusas foram fixadas simultaneamente.

Medusas liberadas de colônias que permaneceram 18 horas no aquário foram transferidas para um frasco semelhante a um Erlenmeyer de 250 ml. A água era trocada em dias alternados, com essa mesma frequência larvas de *Artemia salina* eram oferecidas como alimento. A aeração suave promovia a circulação os organismos. Diariamente as medusas eram observadas sob lupa e era feita a coleta, anestesia com mentol líquido e fixação em formalina 4% de alguns espécimes que apresentavam movimento. Medusas vivas foram coletadas até o décimo terceiro dia de permanência no aquário.

3. Análise morfológica

Colônias e medusas foram observadas em estereomicroscópio Leica®. Fotografias de zoóides vivos e fixados foram tomadas em estereomicroscópio Leica® Mz16 com câmera Leica® DFC500 Auto-Montage-Pro 5.03 Syncrosopy. Medusas fixadas foram fotografadas em microscópio óptico.

Medidas dos pólipos e dados morfométricos das medusas (fig. 18), tais como altura e diâmetro da umbrela, foram obtidos de exemplares fixados com o auxílio de microscópio óptico com retículo micrométrico de medição.

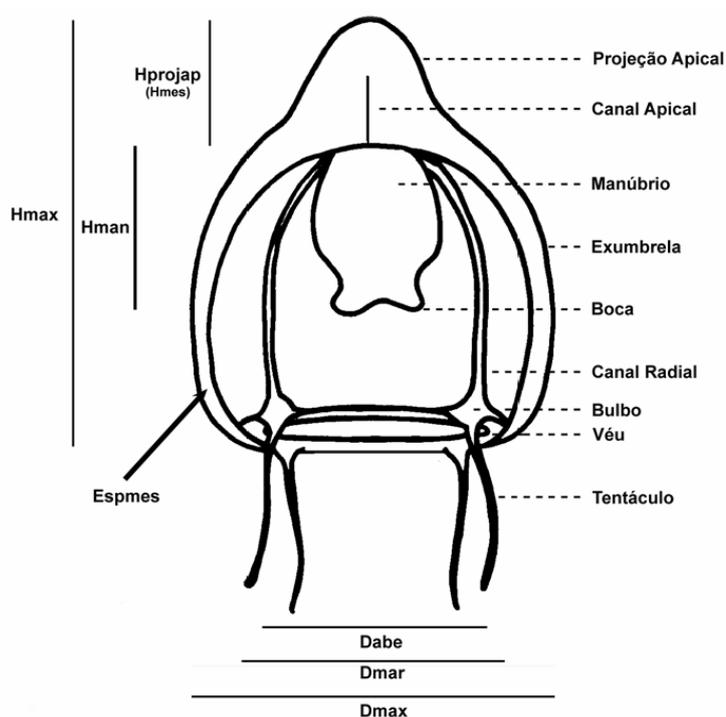


Fig. 18 Esquema indicando as principais medidas morfométricas tomadas e algumas das estruturas mais características das hidromedusas (D_{max} : diâmetro máximo da umbrela; H_{max} : altura total máxima da umbrela; D_{mar} : diâmetro da margem da umbrela; D_{abe} : diâmetro da abertura para a cavidade subumbrelar; H_{prozap} : altura da projeção apical; H_{mes} : altura da mesogléia na região apical; H_{man} : altura do manúbrio; E_{spmes} : espessura da mesogléia próximo à margem). (Retirado de Tronolone, 2001).

3. Análise molecular

Os procedimentos para o sequenciamento do gene 16S (540pb) e a análise filogenética foram de responsabilidade do Dr. Peter Schuchert do *Museum of Natural History Geneva* (MHNG), que gentilmente aceitou colaborar neste trabalho e proceder a análise molecular no seu laboratório.

4. Sistemática

Para os níveis taxonômicos superiores, foi seguida a classificação de Daly *et al.* (2007); para o nível genérico optou-se por seguir o esquema mais recente, proposto por Miglietta *et al.* (2010).

RESULTADOS

Filo Cnidaria

Classe Hydrozoa Owen, 1843

Subclasse Hydroidolina Collins & Marques, 2004

Ordem Anthoathecata Cornelius, 1992

Subordem Filifera Kühn, 1913

Família Hydractiniidae L. Agassiz, 1862

Gênero *Podocoryna* M. Sars, 1846

1. Material examinado

Espécimes foram depositados na Coleção de Cnidaria do departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná e no *Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève* (MHNG / Genebra, Suíça).

2. Diagnose

Colônias polimórficas incrustadas em substratos não móveis, com hidrorriza reticular ou laminar e com espinhos quitinosos lisos, não agrupados. Medusa liberada com oito tentáculos e com gônadas interradiais. Medusa madura com oito tentáculos, lábios orais não divididos, sem pedúnculo gástrico.

3. Descrição

Hidróide: As colônias são estolonais e polimórficas. A hidrorriza forma uma rede de tubos estolonais ou um tapete de estolões coalescidos sobre o substrato, sem cobertura de perissarco. Há uma espessa camada quitinosa sob o cenossarco de algumas colônias ou em porções de algumas colônias. Espinhos cônicos, curtos (0,20 mm) e lisos (fig. 19 A) se distribuem entre os zoóides de forma não agrupada e algumas vezes são cobertos por cenossarco até próximo ao cume. Pequenas granulações também são freqüentes (fig. 19 A). Não há colar de perissarco circundando os zoóides.

Os pólipos variam de uma forte coloração rosa, ou mais pálida, até brancos. Os gastrozoóides (fig. 19 B) têm de 0,19 a 0,55mm de comprimento e 0,07 a 0,12mm de largura. Apresentam de 6 a 10 tentáculos orais filiformes, alternos entre si, e dispostos em duas voltas ao redor do hipostômio, que é extensível, em forma de cúpula e de cor branca. Os tentáculos alternam a altura de inserção ao redor do hipostômio, têm comprimento variado, atingindo até um pouco mais da metade do comprimento do corpo do gastrozoóide, e suas extremidades distais são intumescidas e arredondadas. Anéis de nematocistos circundam todo o zoóide.

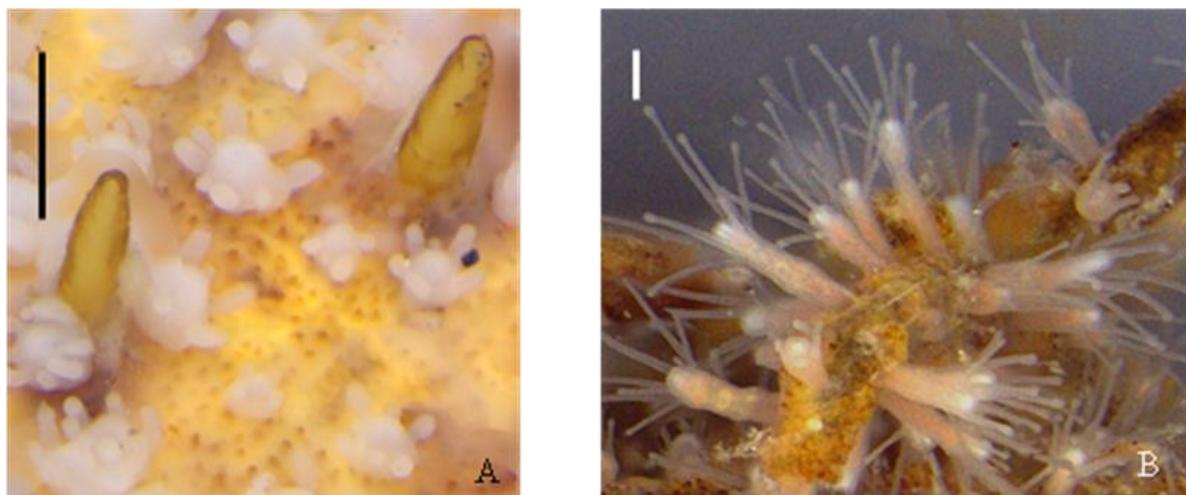


Fig.19. A. Espinhos quitinosos e pequenas granulações em meio aos gastrozoóides contraídos de *Podocoryna* sp. (colônia fixada; escala: 0,1mm). B. Gastrozoóides fotografados vivos (escala: 0,2mm).

Os tentaculozoóides (fig. 20 A) podem ser bem mais longos do que os demais pólipos e sua base é larga, mas afina em direção à extremidade, que é arredondada. Comumente, estão presentes na periferia das colônias ou na região de fronteira com colônias de outras espécies.

Os gonozoóides (fig. 20 B) variam de 0,24 a 0,4mm de comprimento e atingem 0,04 a 0,09mm de largura. Possuem hipostômio e são tubulares, como os gastrozoóides, porém mais finos e os tentáculos são mais curtos e em menor número (de 2 a 6). Os brotos de medusa (de 3 a 10), em diferentes estágios de desenvolvimento, surgem a partir de pequenos pedúnculos um pouco abaixo da inserção dos tentáculos do pólipo e são envoltos por perissarco.

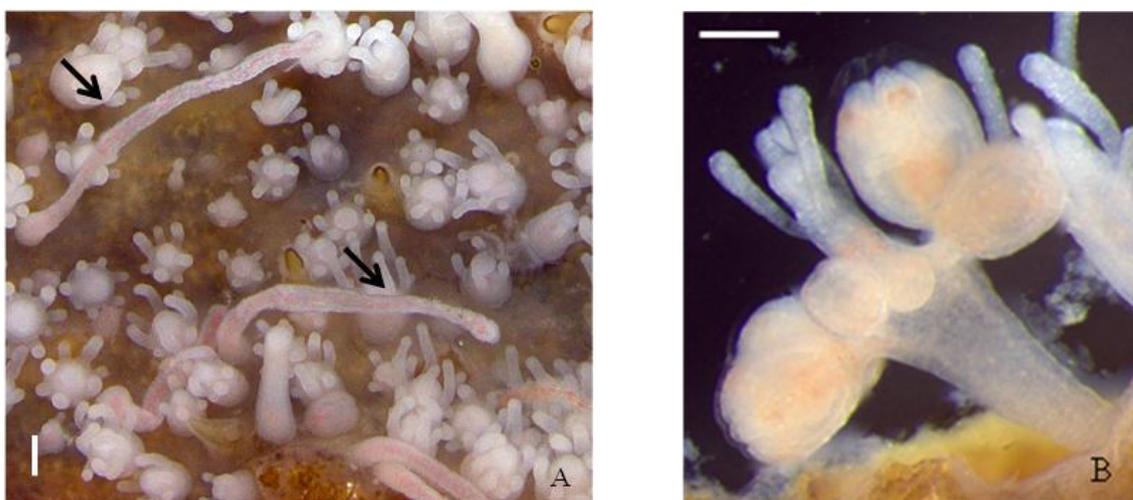


Fig.20. A. Zoóides fixados de *Podocoryna* sp. Tentaculozoóides indicados por setas (escala: 0,1mm); B. Gonozoóide com brotos de medusa (escala: 0,1mm).

Medusas recém-liberadas (fixadas após aproximadamente 10 minutos da liberação dos gonozoóides, fig. 21 A) têm forma de campânula com a mesogléia fina. A altura varia entre 0,63 e 0,65 mm e o diâmetro entre 0,52 e 0,85 mm. Quatro canais radiais, canal circular presente. Veu bem desenvolvido, com abertura para a cavidade subumbrelar de cerca de 1/3 do diâmetro da margem da umbrela. Processo apical ausente. O manúbrio pode atingir a margem da umbrela (altura: 0,52-0,65 mm) e é quadrado em seção transversal. A boca tem quatro lábios orais perradiais simples portando grupos de cnidócitos. Gônadas em posição interradianal sobre o manúbrio. Em geral oito bulbos tentaculares, 4 perradiais e 4 interradianais, de tamanho igual e oito tentáculos de comprimento aproximadamente igual. Sem ocelos. Medusas adultas e saudáveis (com 01 hora até 3 dias de vida) (fig. 21 B) possuem umbrela em forma de campânula, mais larga

que alta. Manúbrio quadrado com comprimento aproximado ao das medusas recém-liberadas.



Fig. 21. A. Medusa recém-liberada, fotografada viva de *Podocoryna* sp. (escala: 0,01mm); B. Medusa madura, fotografada fixada (escala: 0,01mm).

4. Desenvolvimento das medusas

Se os organismos já não foram liberados com gônadas bem desenvolvidas, a maturação foi rápida. Todas as medusas observadas com uma hora de vida já tinham gônadas maduras e, portanto podem ser consideradas adultas. Ocorreram acréscimos no tamanho até o terceiro dia no aquário, mas, o número de tentáculos e de lábios orais manteve-se o mesmo dos espécimes recém-liberados (aproximadamente 10 minutos de vida) (Tabela 2). A maior espessura das gônadas (0,25 mm) foi a de um espécime com 3 dias de vida e a partir desse período foram registradas medusas com gônadas ausentes ou com espessura reduzida indicando que já haviam sido liberadas para fertilização. Essas observações indicam que o desenvolvimento da medusa se completou em 3 dias, com sinais de degeneração notados a partir do quarto dia. Com essa idade, as medusas observadas *in vivo* tinham os tentáculos contraídos e os exemplares fixados tinham medidas menores, tentáculos atrofiados e aparência rígida.

Apesar de ocorrerem medusas vivas por até 13 dias, as características dos espécimes coletados do quarto dia em diante não foram consideradas para descrever as medusas adultas, pois, tinham claramente aspecto de degeneração (forma alterada, medidas reduzidas, ausência completa de manúbrio e redução dos tentáculos). Medusas

coletadas em 2007 e 2008 com até quatro dias de vida apresentavam as mesmas características dos espécimes cultivados em setembro de 2010.

Tabela 2. Valores máximos, mínimos e média de alguns caracteres morfológicos de medusas de *Podocoryna* sp, em milímetros (mm). *N*: número de indivíduos medidos; *m*: média; *max*: valor máximo; *min*: valor mínimo; *Dmax*: diâmetro máximo da umbrela; *Hmax*: altura total máxima da umbrela; *Dabe*: diâmetro da abertura para a cavidade subumbrelar; *Hmes*: altura da mesogléia na região apical; *Hman*: altura do manúbrio; *Espmes*: espessura da mesogléia próxima à margem; *Espg*: espessura da gônada.

Tempo de vida em horas (h)	recém-liberadas				01 h				03 h				06 h				09 h				18 h			
	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min
Dmax	4	0,73	0,85	0,52	5	0,73	1	0,83	5	0,99	1,05	0,92	5	1,09	1,35	0,81	5	1,12	1,23	1,01	5	1,08	1,2	0,95
Hmax	5	0,64	0,65	0,63	4	0,69	0,82	0,55	5	0,69	0,87	0,51	5	0,87	1,06	0,79	5	0,86	0,91	0,76	5	0,88	1	0,76
Dmar	2	0,65	0,73	0,57	3	0,77	0,82	0,75	4	0,89	0,94	0,82	5	0,98	1,3	0,67	5	0,98	1,05	0,9	5	0,97	1,1	0,85
Dabe	0	0	0	0	2	0,74	0,85	0,63	5	0,59	0,65	0,45	5	0,77	0,95	0,61	5	0,82	0,87	0,75	5	0,68	0,75	0,6
Hmes	5	0,04	0,06	0,03	5	0,03	0,04	0,02	5	0,04	0,07	0,02	5	0,18	0,12	0,23	5	0,09	0,16	0,03	5	0,15	0,27	0,08
Hman	7	0,58	0,65	0,52	4	0,5	0,53	0,45	5	0,34	0,34	0,28	5	0,51	0,62	0,31	5	0,55	0,62	0,41	5	0,43	0,5	0,39
Espmes	5	0,06	0,09	0,03	5	0,03	0,04	0,02	5	0,03	0,05	0,02	5	0,07	0,11	0,03	5	0,06	0,09	0,04	5	0,09	0,11	0,05
Espg	2	0,08	0,08	0,08	5	0,11	0,17	0,07	5	0,17	0,2	0,15	5	0,18	0,23	0,15	5	0,13	0,21	0,06	5	0,17	0,2	0,1

Tempo de vida em dias (d)	1 d				2 d				3 d				4 d				5 d				6 d			
	N	m	max	min																				
Dmax	5	1,09	1,23	1	5	1,2	1,27	1,03	5	1,35	1,55	1,1	5	0,96	1,13	0,89	5	0,9	0,96	0,8	5	1,25	1,37	1,16
Hmax	5	1,05	1,77	0,76	5	0,84	0,91	0,79	5	1,08	1,18	1	5	0,74	0,9	0,67	5	0,77	0,9	0,57	5	0,83	1,05	0,61
Dmar	5	1,04	1,17	0,99	5	1,16	1,24	1	5	1,21	1,28	1	5	0,83	0,93	0,77	5	0,81	0,85	0,75	5	1,09	1,28	0,95
Dabe	5	0,76	0,9	0,6	5	0,75	0,86	0,6	5	0,85	1,04	0,7	5	0,59	0,8	0,37	5	0,69	0,8	0,6	5	0,92	1,1	0,8
Hmes	5	0,04	0,15	0,01	5	0,15	0,3	0,04	5	0,21	0,36	0,14	5	0,19	0,35	0,12	5	0,26	0,3	0,24	5	0,16	0,23	0,08
Hman	5	0,62	0,68	0,56	5	0,52	0,59	0,42	4	0,59	0,68	0,53	5	0,42	0,54	0,28	5	0,5	0,55	0,43	5	0,54	0,68	0,43
Espmes	5	0,03	0,04	0,02	5	0,04	0,06	0,02	5	0,14	0,17	0,06	5	0,15	0,2	0,11	5	0,14	0,19	0,09	5	0,15	0,16	0,12
Espg	5	0,14	0,17	0,13	5	0,11	0,18	0,08	3	0,18	0,25	0,13	5	0,12	0,16	0,09	4	0,1	0,09	0,11	5	0,09	0,23	0,01

continua

Tempo de vida em dias (d)	7 d				8 d				9 d				10 d				11 d				13 d			
	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min	N	m	max	min
Dmax	5	1,09	1,25	0,92	5	1,02	1,1	0,9	5	1,13	1,33	0,97	5	0,96	1,18	0,75	5	0,73	0,77	0,69	3	0,83	0,97	0,7
Hmax	5	0,95	1,17	0,81	5	0,85	1,06	0,7	5	0,87	1,05	0,66	5	0,85	0,95	0,7	5	0,91	0,95	0,9	3	0,8	0,93	0,67
Dmar	5	0,92	1,04	0,8	5	0,91	1,03	0,8	5	1,01	1,26	0,86	5	0,86	1,1	0,61	5	0,6	0,65	0,52	3	0,72	0,81	0,6
Dabe	5	0,95	1,2	0,76	5	0,67	0,8	0,5	5	0,68	0,75	0,52	3	0,58	0,7	0,43	3	0,42	0,5	0,3	3	0,49	0,56	0,4
Hmes	5	0,23	0,27	0,16	5	0,2	0,4	0,1	5	0,17	0,21	0,12	5	0,13	0,16	0,08	5	0,11	0,12	0,1	3	0,11	0,15	0,07
Hman	5	0,44	0,52	0,37	5	0,4	0,66	0,3	5	0,39	0,61	0,29	5	0,35	0,47	0,26	5	0,34	0,36	0,32	3	0,38	0,49	0,3
Espmes	5	0,17	0,27	0,13	5	0,12	0,17	0,1	5	0,14	0,17	0,12	5	0,09	0,11	0,07	5	0,11	0,12	0,1	3	0,12	0,15	0,1
Espg	3	0,1	0,12	0,07	4	0,09	0,15	0,1	3	0,1	0,16	0,06	0				4	0,09	0,08	0,1	1	0,1	0,1	0,1

OUTRAS OBSERVAÇÕES

Algumas vezes, os zoóides e medusas eram observados se alimentando sob estereomicroscópio. As medusas muitas vezes protraíam o manúbrio além da margem da umbrela para capturar as larvas de artêmia.

No material que permaneceu submerso por até 12 meses (placas de polietileno submersas em fevereiro de 2007 e coletadas mensalmente até fevereiro de 2008), a cobertura quitinosa foi maior nas colônias estabelecidas há mais tempo nas placas (Bettim et al., 2010). Colônias de placas mantidas em aquário, quando em degeneração, apresentaram incremento na área representada por espinhos (Bettim et al., 2009). A presença dessas estruturas quitinosas, portanto, parece estar relacionada à idade das colônias, bem como a estágios de dormência.

A colônia da qual se obteve as medusas recém-liberadas (aproximadamente 10 minutos de vida) era masculina visto que, todas as medusas recém-liberadas apresentavam gônadas alongadas sobre o manúbrio não arredondadas como caracteriza as gônadas femininas. Dentre as medusas observadas apenas uma não apresentava gônadas, as demais tinham gônadas com 0,08 mm de espessura, aparentemente já maduras.

Medusas recém-liberadas geralmente apresentavam resquícios do canal umbilical e do pedúnculo que as mantinham presas no gonozoóide. Um exemplar coletado aos três dias de vida mantinha o canal umbilical.

Somente um organismo com seis horas de vida apresentou cinco tentáculos, dois bem desenvolvidos e os restantes rudimentares.

Algumas medusas adultas, coletadas próximo ao décimo terceiro dia de vida, apresentavam o manúbrio evertido.

5. Análise filogenética molecular

Os dados da sequência do gene 16S mostraram que a espécie descrita aqui é estreitamente relacionada com *Podocoryna hayamaensis* Hirohito, 1988 (= *Hydractinia hayamaensis*) do Japão, mas é claramente distinta (Fig. 5 bootstrap 100%).

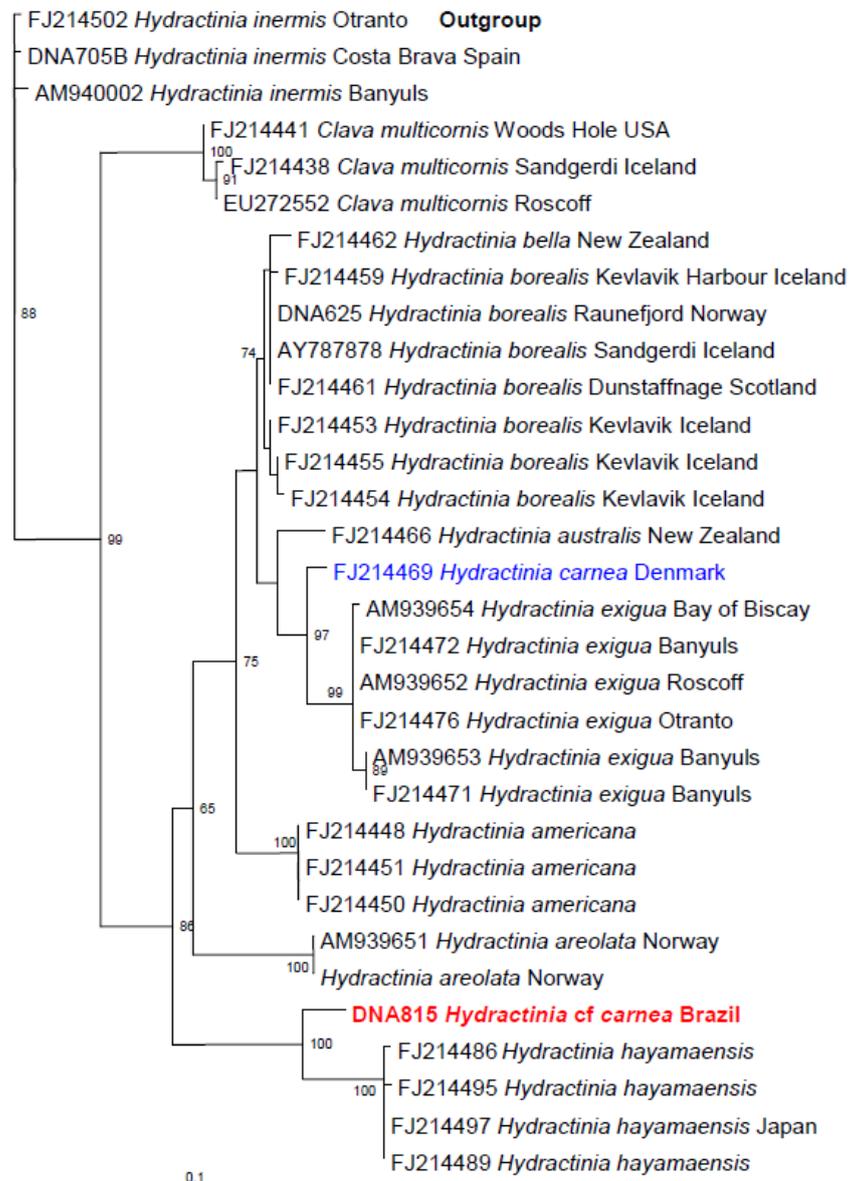


Fig. 22 Hipótese filogenética derivada de análise de máxima verossimilhança baseada no gene mitocondrial 16S (540 pb). A sequência da espécie descrita aqui é referida com

“*Hydractinia cf. carnea* Brazil”. Os números acima ou abaixo dos ramos são valores de suporte obtidos por 100 réplicas de bootstrap.

DISCUSSÃO

A morfologia das colônias e das medusas estudadas concorda com a descrição da literatura para uma das espécies mais conhecidas e descritas da família Hydractiniidae, *Pocodoryna carnea* M. Sars, 1846. Todavia, várias descrições dos hidractínídeos apontam o “complexo *Podocoryna carnea*”, um grupo que compreende várias espécies muito semelhantes. Schuchert, (1996) considera que os pólipos de *P. carnea*, *P. australis* Schuchert 1996 e *P. americana* Edwards 1972 (= *P. americana* Mills, 1976, segundo Miglietta et al., 2009) são indistinguíveis. As diferenças entre as medusas também são sutis e de acordo com Schuchert (1996) os únicos critérios que suportam a diferenciação das espécies são a curta expectativa de vida das medusas em contraste com a ampla distribuição geográfica em que estão registradas (Atlântico Norte, Flórida e Nova Zelândia, respectivamente). Schuchert, (2008) coloca em dúvida a ocorrência da fase polipóide de *P. carnea* na Islândia devido à semelhança das colônias com as de *P. borealis* (Mayer, 1900). Edwards (1972) comenta duas formas variantes de *P. carnea*, muito parecidas em relação aos hidróides, mas distintas quanto às medusas. Por análise molecular Miglietta et al. (2009) determinaram que as variantes indicadas por Edwards (1972), uma do sul do Europa e outra da América do Norte, são distintas de *P. carnea*. Hirohito, (1988) destaca a similaridade entre *P. carnea* e *P. hayamaensis*.

De fato, a análise molecular mostrou que a espécie de Paranaguá é intimamente relacionada como *P. hayamaensis*, mas distinta, podendo tratar-se de uma nova espécie. Uma das diferenças entre elas reside no maior número de tentáculos dos gastrozoóides que em *P. hayamaensis*, podem chegar a vinte enquanto que o máximo registrado nos pólipos de Paranaguá foi treze. Miglietta et al. (2010) mostraram que os pólipos de *P. hayamaensis* apresentam certo grau de calcificação. Nas colônias de Paranaguá esse caráter não foi observado. Outra diferença entre as espécies é o fato de *P. hayamaensis* ocorrer sobre conchas habitadas por caranguejos ermitões enquanto que a espécie de Paranaguá coloniza substratos artificiais. Assim, em vista, das similaridades desse complexo de espécies, a diagnose da espécie de *Podocoryna* descrita aqui pode ser diferenciada pela ocorrência em substratos artificiais, visto que a associação com conchas é uma característica que se mostra bastante típica entre os hidractínídeos.

Características de fases polipóides e medusóides já registradas na costa brasileira (Tabela 1) diferem das observadas nos espécimes deste trabalho. *H. uniformis* é

monomórfica, *Stylactaria hooperi* e *Stylactaria sp* produzem eumedusóides. As espécies formalmente conhecidas como *Podocoryna minuta* (Mayer 1900b; sinônima com *Lizzia blondina* Mayer 1900a) e *Podocorynoides minima* (Trinci 1903) (citadas na Tabela 1 como *Hydractinia minuta* e *Hydractinia minima* respectivamente) não foram levadas em consideração nas comparações, pois, conforme Schuchert (2007) ambas pertencem à família Rathkeidae.

Medusas de *Hydractinia minuta* foram encontradas por Tronolone (2001), no Canal de São Sebastião, SP. Todavia, os espécimes (observados nas fotos do trabalho) não apresentam algumas características dessa espécie, como o pedúnculo gástrico, nem os brotos de medusa, e a menção a braços orais bifurcados pode ser a simples divisão da boca em quatro lábios orais. É provável, portanto, que a *H. minuta* registrada por Tronolone (2001) seja sinônima de *Podocoryna sp*.

A ocorrência nos substratos artificiais suscita a possibilidade de que esta nova espécie represente uma introdução para a costa paranaense. A Baía de Paranaguá é um local fortemente sujeito à introdução de espécies, já que apresenta um alto fluxo de embarcações. E o Iate Clube de Paranaguá, local onde os espécimes foram coletados, está localizado próximo ao Porto de Paranaguá, o qual recebe diariamente navios de vários países, o que o torna suscetível a introdução de espécies marinhas exóticas (Neves *et al.* 2007). Embarcações são vetores de introdução e distribuição de espécies não nativas, pois, sem o devido controle, podem transportar organismos (Floerl & Inglis, 2003). O ciclo de vida metagenético (alternância pólipó-medusa) de *Podocoryna sp.* facilita seu transporte, introdução e estabelecimento em novos ambientes. Talvez, como outros cnidários, tenha um período larval curto, todavia seu transporte entre regiões pode ser feito através de incrustação nos cascos e nos tanques de lastro das embarcações. As medusas, embora tenha sido verificado um período de vida de apenas três dias, podem ser transportadas por água de lastro. As formas produzidas através de reprodução assexuada agem na dispersão. A plasticidade e o crescimento rápido desses organismos acentuam a colonização de novos ambientes. Altvater (2009) e Cangussu *et al.* (2010) registraram várias espécies exóticas para a região.

Correia & Silva, (1990) caracterizaram as comunidades incrustantes em painéis de acrílico, em três regiões da Baía de Paranaguá, Ponta do Poço, Ilha da Cotinga e Ilha Gererês, durante o período de Junho/1987 a Junho/1988. Neves, *et al.* (2007) levantaram a fauna incrustante do iate clube de Paranaguá em abril de 2004. O hidrozoário não foi encontrado nesses estudos, permitindo a sugestão de que seja introduzido na região.

Medusas de *Podocoryna* (citada como *Podocoryne*) *carnea*, provenientes do litoral dos Estados do Paraná e Santa Catarina, foram identificadas por Correia (1983). A

descrição apresentada é muito semelhante a das medusas de *Podocoryna* sp. indicando que a possível introdução ocorreu no mínimo da década de 1980. A ausência desses organismos na Baía de Paranaguá em estudos anteriores pode se dever a fatores abióticos como, por exemplo, mudanças históricas na hidrografia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLMAN, G. J. (1864). On the construction and limitation of genera among the Hydroida. *Annals and magazine of natural history*, 3(13), 345-380.
- ALTVATER, L. (2009). Composição e Sazonalidade de Cnidários em Substrato Artificial, na Foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação Mestrado em Zoologia Universidade Federal do Paraná, 1-167.
- BETTIM, A. L., HADDAD, M. A., ALTVATER, L., CABRAL, A. C. (2009). Primeiro registro do endoparasitismo de larvas de Pycnogonida em Cnidaria na costa brasileira. *Anais do 2º Congresso Brasileiro de Biologia Marinha*.
- BETTIM, A. L., HADDAD, M. A., ALTVATER, L. (2010). Endoparasitismo em *Hydractinia carnea* (M. Sars, 1846) (Cnidaria: Hydrozoa) na comunidade incrustante em substrato artificial na Foz do Rio Itiberê, Paranaguá, Paraná. Relatório de pesquisa do 18º EVINCI da Universidade Federal do Paraná, 20.
- BLACKSTONE, N. W., & BUSS, L.W. (1991). Shape Variation in Hydractiniid Hydrois. *Biological Bulletin*, 180, 394-405.
- BLACKSTONE, N. W., & YUND, P. O. (1989). Morphological variation in a colonial marine hydroid: a comparison of size-based and age-based heterochrony. *Paleobiology*, 15(1), 1–10.
- BLACKSTONE, N. W. (1996). Gastrovascular Flow and Colony Development in Two Colonial Hydroids. *Biological Bulletin*, 190(1), 56.
- BLACKSTONE, N. W., & BUSS, L. W. (1992). Treatment with 2,4-dinitrophenol mimics ontogenetic and phylogenetic changes in a hydractiniid hydroid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(9), 4057-61.
- BOERO, F. (1980). Life cycles of hydroids and hydromedusae: some cases of difficult interpretation. *Memorie di Biologia Marina e di Oceanografia*, 141-147.

- BOERO, F., BOUILLON, J., & PIRAINO, S. (1998). Heterochrony, generic distinction and phylogeny in the family Hydractiniidae (Hydrozoa: Cnidaria). *Zoologische Verhandelingen*. 323, 25–36.
- BOERO, F., BOUILLON, J., & PIRAINO, S. (1996). Classification and phylogeny in the Hydroidomedusae (Hydrozoa, Cnidaria). *Scientia Marina*, 60(1), 17–33.
- BOERO, F., BOUILLON, J., PIRAINO, S., & SCHMID, V. (1997). Diversity of hydroidomedusan life cycles: ecological implications and evolutionary patterns. *Coelenterate Biology: Proceedings of the 6th International Congress of Coelenterate Biology*, The Leeuwenhorst, Nordwijkerhout, the Netherlands (p. 16–21).
- BOERO, F., & SÀRA, M. (1987). Motile sexual stages and evolution of Leptomedusae (Cnidaria). *Italian Journal of Zoology*, 54(2), 131–139.
- BORGES, P. D., BELZ, C. E., NETTO, O. S. M., HADDAD, M. A., DUARTE, J., BASTOS, L. P., et al. (2010). Distribuição da espécie invasora *Cordylophra caspia* (Cnidaria) em rios brasileiros e seus impactos para a geração de energia elétrica. *Anais do XVIII Congresso Brasileiro de Zoologia*, 117.
- BORNANCIM, E. C. (2007). O cultivo de Mexilhões como habitat para hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) introduzidos. Monografia em Zoologia da Universidade Federal do Paraná, 1-51.
- BOUILLON, J., & BOERO, F. (2000). Synopsis of the families and genera of the Hydromedusae of the world, with a list of the worldwide species. *Thalassia Salentina*, 24(1), 47-250.
- BOUILLON, J., GRAVILI, C., GILI, J. M., & BOERO, F. (2006). An introduction to Hydrozoa. *Publications Scientifiques du Muséum*.
- BOUILLON, J., MEDEL, M. D., PAGÈS, F., GILI, J. M., & BOERO, F. (2004). Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Scientia Marina*, 68, 1-454.
- BOUILLON, J. (1985). Essai de classification des Hydropolypes - Hydroméduses (Hydrozoa-Cnidaria). *Indo-Malayan Zool*, 2, 29-243.
- BOUILLON, J. (1995). Classe des Hydrozoaires. In: P.P. Grassé & D. Doumenc (eds). *Traité de Zoologie 3.- Masson, Paris*, 29-416.

- BRIDGE, D., CUNNINGHAM, C. W., DeSALLE, R., & BUSS, L. W. (1995). Class-level relationships in the phylum Cnidaria: molecular and morphological evidence. *Molecular Biology and Evolution*, 12(4), 679-689.
- BROCH, H. (1914). Hydrozoa benthonica. In: W. Michaelsen (ed.). *Beitrage zur Kenntnis der Meeresfauna westafrikas*. 1.- Friederichsen, Hamburg, 19-50.
- CALDER, D. R. (1988). Shallow-water hydroids of Bermuda: the Athecatae. *Royal Ontario Museum*, 1-107.
- CANGUSSU, L. C., ALTVATER, L., HADDAD, M. A., CABRAL, A. C., LINZMEIER, H., & ROCHA, R. M. (2010). Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. *Brazilian Journal of Oceanography*, 58(3), 219-231.
- CARLTON, J. T., & GELLER, J. B. (1993). Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science (New York, N.Y.)*, 261(5117), 78-82.
- CARTWRIGHT, P., BOWSHER, J., & BUSS, L. W. (1999). Expression of a Hox gene, *Cnox-2*, and the division of labor in a colonial hydroid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(5), 2183-6.
- CARTWRIGHT, P., EVANS, N. M., DUNN, C. W., MARQUES, A. C., MIGLIETTA, M. P., SCHUCHERT, P., et al. (2008). Phylogenetics of Hydroidolina (Hydrozoa: Cnidaria). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(08), 1-10.
- COLLINS, A. G. (2002). Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3), 418-432.
- COLLINS, A. G., SCHUCHERT, P., MARQUES, A. C., JANKOWSKI, T., MEDINA, M., & SCHIERWATER, B. (2006). Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic biology*, 55(1), 97-115.
- COLLINS, A. G., WINKELMANN, S., HADRY, H., & SCHIERWATER, B. (2005). Phylogeny of Capitata and Corynidae (Cnidaria, Hydrozoa) in light of mitochondrial 16S rDNA data. *Zoologica Scripta*, 34(1), 91-99.

- CORREIA, K. V. (1983). As medusas da plataforma dos estados do Paraná e Santa Catarina (Operação Conversut III) Sistemática e Distribuição. Dissertação Mestrado em Zoologia Universidade Federal do Paraná.
- CUNNINGHAM, C. W., & BUSS, L. W. (1993). Molecular evidence for multiple episodes of paedomorphosis in the family Hydractiniidae. *Biochemical Systematics and Ecology*, 21(1), 57–69.
- CUNNINGHAM, C. W., BUSS, L. W., & ANDERSON, C. (1991). Molecular and geologic evidence of shared history between hermit crabs and the symbiotic genus *Hydractinia*. *Evolution*, 45(6), 1301–1316.
- DALY, M., BRUGLER, M. R., CARTWRIGHT, P., COLLINS, A. G., DAWSON, M. N., FAUTIN, D. G, et al. (2007). The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa*, 1668, 127-182.
- EDWARDS, C. (1972). The hydroids and the medusae *Podocoryna areolata*, *P. borealis* and *P. carnea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 52, 97–144.
- FAUTIN, Daphne Gail. (2009). Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae. *Toxicon*, 54(8), 1054-64.
- FERREL, D. L. (2008). Field fitness, phalanx-guerrilla morphological variation, and symmetry of colonial growth in the encrusting hydroid genus *Hydractinia*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(08), 1577-1587.
- FLEMING, J. (1828). A history of British animals: exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca, and radiata of the United Kingdom; including the indigeno by John Fleming. Edimburg: Bell and Bradfute.
- FRANK, U., LEITZ, T., & MÜLLER, W. A. (2001). The hydroid *Hydractinia*: a versatile, informative cnidarian representative. *BioEssays: news and reviews in molecular, cellular and developmental biology*, 23(10), 963-71.
- GILI, J. M., & HUGHES, R. G. (1995). The Ecology of marine benthic hydroids. *Oceanography and Marine Biology*, 33(4), 351-426.

- GOVINDARAJAN, A. F., BOERO, F., & HALANYCH, K. M. (2006). Phylogenetic analysis with multiple markers indicates repeated loss of the adult medusa stage in Campanulariidae (Hydrozoa, Cnidaria). *Molecular phylogenetics and evolution*, 38(3), 820-34.
- GROHMANN, P. A. (2008). Bioincrustation caused by a hydroid species in the turbine cooling system at the Funil Hydroelectric Power Plant, Itatiaia, Rio de Janeiro, Brazil. *Naturalia, Rio Claro*, 31,16-21.
- HADDAD, M. A. (2006) In: RIBEIRO-COSTA, C. I. S., & ROCHA, R. M.. *Invertebrados: manual de aulas práticas*. Holos, 1-271.
- HIROHITO, E. O. J. (1988). The hydroids of sagami Bay. Part 1. Athecata. Publish Biological. Laboratory Imperial Household, Tokyo, 1-179.
- KRAMP, P. L. (1957). Notes on a living specimen of the hydroid *Kinetocodium danae* Kramp, parasitic on a pteropod. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturh. Foren.*, 119, 47-54.
- KRAMP, P. L. (1961). Synopsis of the medusae of world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 40, 1-469.
- LECLÈRE, L., SCHUCHERT, P., CRUAUD, C., COULOUX, A., & MANUEL, M. (2009). Molecular Phylogenetics of Thecata (Hydrozoa, Cnidaria) reveals long-term Maintenance of life history traits despite high frequency of recent character changes. *Systematic Biology*, 58(5), 509-526.
- LECLÈRE, L., SCHUCHERT, P., & MANUEL, M. (2007). Phylogeny of the Plumularioidea (Hydrozoa, Leptothecata): evolution of colonial organisation and life cycle. *Zoologica Scripta*, 36(4), 371-394.
- MARQUES, A. C., & COLLINS, A. G. (2004). Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*, 123, 23-42.
- MARQUES, A. C., MORANDINI, A. C, & MIGOTTO, A. E. (2003). Synopsis of knowledge on Cnidaria Medusozoa from Brazil. *Biota Neotropica*, 3(2), 1-18.

- MIGLIETTA, M. P., McNALLY, L., & CUNNINGHAM, C. W. (2010). Evolution of Calcium-carbonate Skeletons in the Hydractiniidae. *Integrative and Comparative Biology*, 50(3), 428-435. doi: 10.1093/icb/icq102.
- MIGLIETTA, M. P., SCHUCHERT, P., & CUNNINGHAM, C. W. (2009). Reconciling genealogical and morphological species in a worldwide study of the Family Hydractiniidae (Cnidaria, Hydrozoa). *Zoologica Scripta*, 38(4), 403-430.
- MIGOTTO, A. E., MARQUES, A. C., & FLYNN, M. N. (2001). Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 68(2), 287-298.
- MIGOTTO, A. E., MARQUES, A. C., MORANDINI, André C, & SILVEIRA, F. L. (2002). Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. *Biota Neotropica*, 2(1), 1–31.
- MIGOTTO, A. E., SILVEIRA, F. L., SCHLENZ, E., & FREITAS, J. (1999). Filo Cnidaria. In: Migotto AE, Tiago CG, organizadores. Bases para conservação da biodiversidade de São Paulo – Síntese do conhecimento ao final do século XX. São Sebastião: Centro de Biologia Marinha da USP.
- MOTZ-KOSSOWSKA, S. (1905). Contribution à la connaissance des hydraires de la Méditerranée occidentale. I.- Hydraires Gymnoblastiques. *Archives de zoologie experimentale et generale*, 4(39-88).
- NAMIKAWA, H. (1991). A new species of the genus *Stylactaria* (Cnidaria, Hydrozoa) from Hokkaido, Japan. *Zoological science*, 8(4), 805–812. Zoological Society of Japan.
- NAMIKAWA, H. (1997). *Stylactaria carcinicola* (Hiro, 1939) (Hydrozoa: Hydractiniidae) from Suruga Bay, Japan. *National Science Museum Monographs*, 12, 11–18.
- NAUMOV, D. (1960). Hydroids and Hydromedusae of the marine, brackish and freshwater basins of the USSR. *Opred. Faune SSSR* (in Russian, translated by Israel Program for Scientific Translations, 1969), 70, 585.
- PETERSEN, K. W. (1990). Evolution and taxonomy in capitate hydroids and medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 100(2), 101-231.

- PEÑA CANTERO, A. L., SENTANDREU, V., & LATORRE, A. (2010). Phylogenetic relationships of the endemic Antarctic benthic hydroids (Cnidaria, Hydrozoa): what does the mitochondrial 16S rRNA tell us about it? *Polar Biology*, 33(1), 41-57.
- PORTELLA, K., JOUKOSKI, A., SILVA, A., & BRASSAC, N. (2009). Biofouling e biodeterioração química de argamassa de cimento portland em reservatório de usina hidroelétrica. *Química Nova*, 32(4), 1047-1051.
- PUCE, S., CERRANO, C., DI CAMILLO, C. G., & BAVESTRELLO, G. (2008). Hydroidomedusae (Cnidaria: Hydrozoa) symbiotic radiation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(08), 1715-1721.
- SCHIERWATER, B., & ENDER, A. (2000). *Sarsia marii* n. sp. (Hydrozoa, Anthomedusae) and the use of 16S rDNA sequences for unpuzzling systematic relationships in Hydrozoa. *Scientia Marina*, 64(S1), 117-122.
- SCHUCHERT, P. (1996). The Marine Fauna of New Zealand: Athecate Hydroids and their Medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 106, 1-163.
- SCHUCHERT, P. (2001). Hydroids of Greenland and Iceland (Cnidaria, Hydrozoa). *Meddelelser om Grønland, Bioscience*, 53, 1-184.
- SCHUCHERT, P. (2005). Species boundaries in the hydrozoan genus *Coryne*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 36(1), 194-9.
- SCHUCHERT, P. (2007). The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 2. *Revue Suisse de Zoologie*, 114(2), 195-396.
- SCHUCHERT, P. (2008). The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 3. *Revue Suisse de Zoologie*, 115(2), 221-302.
- SCHUCHERT, P. (2010). The Hydrozoan Directory. Versão 21. Retrieved November 16, 2010, from <http://www.ville-ge.ch/mhng/hydrozoa/hydrozoa-directory.htm>.
- SHIMABUKURO, V. (2007). As associações epizóicas de Hydrozoa (Cnidaria: Leptothecata, Anthoathecata e Limnomedusae): I) Estudo faunístico de hidrozoários epizóicos e seus organismos associados; II) Dinâmica de comunidades bentônicas em substratos

artificiais. Dissertação de Mestrado em Zoologia, São Paulo, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 275pp.

SMITH, K. K. (2003). Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *Paleobiology*, 621, 613-621.

STAMPAR, S. N., TRONOLONE, V. B., & MORANDINI, A. C. (2006). Description and life cycle of the hydrozoan *Hydractinia uniformis*, sp. nov. (Cnidaria: Hydrozoa: Hydractiniidae), from the coast of southeastern Brazil. *Zootaxa*, 59(May), 43 - 59.

TRONOLONE, Valquiria B. (2001). Hidromedusas (Cnidaria, Hydrozoa) do Canal de São Sebastião, SP. Dissertação de Mestrado em Zoologia, São Paulo, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 179pp.

VAN WINKLE, D. H., LONGNECKER, K., & BLACKSTONE, Neil W. (2000). The Effects of Hermit Crabs on Hydractiniid Hydroids. *Marine Ecology*, 21(1), 55-67.

WILLIAMS, J., & McDERMOTT, J. J. (2004). Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305(1), 1-128.

WoRMS. (2010). *Cnidostoma fallax* Vanhöffen, 1911. In: Schuchert, P. World Hydrozoa database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=289690> on.

YUND, P. O., CUNNINGHAM, C. W., & BUSS, L. W. (1987). Recruitment and postrecruitment interactions in a colonial hydroid. *Ecology*, 68(4), 971-982.